Mitt.Bot.München 16	p. 269 - 332	30.9.1980	ISSN 0006-8179

DIE TESTA DER MUTISIEAE UND IHRE SYSTEMATISCHE BEDEUTUNG

von

J. GRAU

EINLEITUNG

Die Suche nach systematisch verwertbaren Merkmalen ist bei den *Compositae* ein seit langem andauernder Versuch die Formenfülle der Familie gliedernd zu erfassen und damit ein vielfach abgesichertes System zu errichten. In neuerer und neuester Zeit äußert sich dieses Bestreben in der zunehmenden Ausdehnung der Merkmalserfassung. Es sind hier etwa zu nennen die Ultrastrukturen des Pollenkorns, Verstärkungsmuster der "exothecial cells" des Androeceums, Gestalt der Krone oder auch Mikrocharaktere der Ligulae. Probleme treten auf, wenn die "Dimension" des Merkmals nicht alle an sie gestellten Forderungen erfüllen kann, oder aber, wenn der gewählte Merkmalskomplex nicht hinreichend unabhängig genug ist, also eher parallele Anpassungen als echte Verwandtschaftsbeziehungen erklärt. Das erste gilt vielleicht für die Palynologie, wo im wesentlichen vier Pollengrundtypen unterschieden werden, die z.T. (helianthoider Typ) für bis zu 5 Triben charakteristisch sind (SKVARLA et al. 1978).Hier ist also das Merkmalsnetz augenscheinlich zu grobmaschig um ins Einzelne gehende Gliederungen zu ermöglichen. Die nächste Differenzierung scheint hier, wenn überhaupt, eher auf der Gattungsebene zu erfolgen. Der zweite Fall, eine stärker von außen geprägte Merkmalsgruppe, liegt bei einer Verwertung der Mikrostrukturen der Ligula vor (BAAGØE 1978),wo Anpassungen an Bestäuber augenscheinlich auch Einfluß auf die Ausgestaltung der Epidermis nehmen. Hier mangelt es, wenigstens zum Teil, an der Unabhängigkeit des Merkmals.

Jedenfalls ist die genaue Anordnung der einzelnen Triben zueinander noch nicht endgültig gelöst, wie auch eine ganze Reihe von Gattungen noch keinen sicheren Platz bei einer der 13 bis 18 (je nach Auffassung) Triben gefunden hat. Beides ist nachzulesen in zwei Symposiumsbänden (HEYWOOD et al.1978), die einen umfassenden Abriß des aktuellen Wissenstandes über die Compositen geben.

Die Fruchtanatomie hat bisher zur Gliederung der *Compositae* vergleichsweise nur wenig beigetragen. Im wesentlichen existieren Informationen über den inneren Aufbau der Achänenwand für die *Anthemideae* (BRIQUET 1916, KYNCLOVA 1970, REITBRECHT 1974), die *Cardueae* (DITTRICH 1968), einige *Astereae* (GRAU 1975) und einen Teil der *Inuleae* (MERXMÜLLER & GRAU 1977).

Eigenartigerweise wurde bei fast allen Untersuchungen bevorzugt der Aufbau des Karpells in den Vordergrund gestellt. Hier gibt es aber augenscheinlich eine beschränkte Anzahl von Bauprinzipien, die Schutz, Festigkeit und z.T. Verbreitung der Achäne gewährleisten. Schon relativ früh hat HEINECK (1890) die Compositen nach der Architektur der Achänen, insbesondere der Anordnung und Gestaltung der versteifenden Elemente studiert und dabei festgestellt, daß gleiche Bautypen sich bei den verschiedensten Triben wiederholen.

Information über den Fruchtaufbau der Mutisieen fehlt fast völlig. Dies steht in auffallendem Gegensatz z.B. zu den reichen Untersuchungen über die Pollenstrukturen der gleichen Tribus. Lediglich CARLQUIST (1957) hat bei seinen Studien über die Anatomie der *Mutisieae* des Guayana Hochlands auch Achänen geschnitten. Das Augenmerk lag bei diesen Untersuchungen jedoch ausschließlich auf dem Leitbündelverlauf in den Früchten. Die gerade bei diesen Gattungen erstaunlich auffälligen Strukturen der Testa fanden keine Beachtung.

Über Vorkommen, Aufbau und systematische Bedeutung der Testa bei den Compositen existieren noch weniger Untersuchungen als über den Bau des Perikarps. In erster Linie sind hier die Studien von DITTRICH (1968) für die *Cardueae* zu nennen. Aber auch hier standen Strukturen des Karpells im Vordergrund. Für die Astereen konnte die Bedeutung der Testa ebenfalls gezeigt werden (GRAU 1975). Diese Untersuchungen sind in der letzten Zeit durch zahlreiche bestätigende Ergebnisse gesichert worden (GRAU unpubl.). Schließlich wies jüngst WAGENITZ (1979) auf die mögliche Bedeutung der Testa als eine Struktur der *Compositae* hin, deren Ausgestaltung zusätzliche Gliederungsmerkmale liefern könnte.

Die vorliegenden Untersuchungen beschäftigen sich mit den Mutisieen. Weitere Berichte über andere Triben werden folgen. Eine Sachbeihilfe der DFG hat die Studien wesentlich unterstützt. Hierfür ist sehr zu danken, gleichzeitig aber auch für die großzügige Erlaubnis, das Material der Botanischen Staatssammlung München ausgiebig zu nutzen. Herrn H.V. HANSEN (Kopenhagen) danke ich sehr für die Übermittlung der Achänen von *Gerbera* und *Piloselloides*.

MATERIAL UND METHODIK

Die Untersuchungen wurden an weitgehend ausgereiften Achänen vorgenommen. Die Früchte von sicher bestimmtem Material wurden kurz in Wasser aufgekocht und dann mit einem Gefriermikrotom 10bis 20 µ dicke Querschnitte angefertigt. Querschnitten wurde gegenüber Längsschnitten der Vorzug gegeben, weil unterscheidende Merkmale bei dieser Schnittrichtung wesentlich deutlicher zu erkennen waren. Normalerweise wurde für die Schnitte der mittlere Bereich der Achäne gewählt. Bei nicht ganz ausgereiften Achänen erwies sich eine ein- bis dreistündige Vorbehandlung mit 10% KOH als sehr nützlich. Geschrumpfte, nicht ganz ausgewachsene Zellen richten sich dann wieder auf und nehmen ihre im Frischzustand vorliegende Gestalt wieder an. Diese Regenerierung der Zellen erfaßt nicht die im ausgereiften Zustand kollabierten Zellen, sodaß auf diese Weise keine Verfälschungen der Ergebnisse entstehen. Die Schnitte wurden in Glyceringelatine eingebettet und Ausschnittszeichnungen mit Hilfe eines Zeichenapparats angefertigt. Bei aufgekochten Achänen lassen sich leicht Perikarp, Samenschale und der den Embryo direkt umgebende Endospermrest trennen. Bei Achänen mit sklerenchymatischer Epidermis setzt die Verstärkung der Zellen im Laufe der Ontogenie an der Basis der Samenanlage ein. Bei jungen Achänen ist demnach die Art der epidermalen Verstärkung durch Schnitte durch die Basis der Achäne oft schon zu erkennen.

Für die Aufsichtspräparate wurde die Testa isoliert und in gleicher Weise wie die Schnitte verarbeitet und gezeichnet. Bei der Testaepidermis werden die tangentialen dem Embryo näher liegenden Wände als "Innenwand", die dem Perikarp näher liegenden als "Außenwände", die radial zum Embryo ausgerichteten Wände als "Seitenwände" bezeichnet.

Für die elektronenoptischen Präparate wurden die Achänen nach einem Querschnitt zunächst zur Reinigung mit KOH behandelt. Danach wurden sie fixiert und gefriergetrocknet. Benennung und Umschreibung der Gattungen erfolgte wie bei CABRERA (1978).

AUFBAU UND BEDEUTUNG DER TESTA BEI DEN COMPOSITEN

Fruchtwand und Testa bilden bei den Compositen, wie WAGENITZ kürzlich (1979) wieder betonte, zwei durchaus getrennte Einheiten. Erst durch das Wachstum des Embryos wird die Testa eng an die Innenwand des Perikarps gepreßt, ohne daß dabei eine Verwachsung der beiden Gewebe zustande käme. Prinzipiell kann sich die Testa während des Heranwachsens

des Embryos in zwei unterschiedliche Richtungen weiterentwickeln. Entweder ihre Zellen kollabieren völlig und bilden eine lederige Haut oder aber Teile der Samenschale (seltener das ganze Gewebe) bleiben zellig erhalten und können, besonders bei Querschnitten, als deutlich strukturierte Zonen unterschieden werden. Bei zellig ausgebildeter Testaepidermis ist bisweilen noch eine Kutikula zu beobachten, die die Eigenständigkeit der Samenschale unterstreicht. Über die korrekte Zuordnung zellig ausgebildeter Teile der Testa zu diesem Gewebe besteht und bestand nicht immer Klarheit. BRIQUET (1916) interpretierte solche Schichten als Endokarp.

Auch REITBRECHT (1974) erkennt bei der Besprechung der Fruchtanatomie von *Plagiocheilus* die dort sklerenchymatisch ausgebildete Testaepidermis nicht als Teil der Samenschale. Die Zugehörigkeit solcher deutlich differenzierter Zellzonen zur Testa z.B. bei den Astereen, in gleicher Weise aber auch bei den hier untersuchten Mutisieen, läßt sich relativ leicht nachweisen. Querschnitte durch die Achäne im Bereich des Funiculus zeigen deutlich (GRAU 1975), daß in diesem Bereich, in dem eine ausgebildete Testa zwangsläufig fehlt, auch diese charakteristischen Zellschichten nicht ausgebildet sind. Noch deutlicher wird die Unterscheidung des Perikarps von einer strukturierten Testa bei *Chaetanthera* (Abb. 53), wo an einem Totalpräparat der Embryo mit Testa und Funiculus durch das in diesem Fall stark hyaline Karpell deutlich sichtbar werden. Schließlich lassen sich Karpell und Testa, wie oben erwähnt, normalerweise leicht voneinander trennen und der Aufbau des Samens und seiner Schale kann so auch separat festgestellt werden.

Die Testa selbst kann bei den Compositen, wie eingangs schon angedeutet, sehr unterschiedlich entwickelt sein. WAGENITZ (l.c.) vermutet, daß die Entwicklung der Testa im Wechselspiel mit der Ausbildung bzw. Reduktion des Perikarps steht, also die Samenschale z.B. an Stelle der Fruchtwand den Schutz des Embryos übernimmt, wenn letztere reduziert ist. Diese gegenseitige Abhängigkeit des Entwicklungsgrades trifft jedoch nur bedingt zu. Das Studium einer Vielzahl von Astereengattungen, aber auch die vorliegenden Untersuchungen an Mutisieen zeigten, daß unabhängig von der Struktur des Perikarps viele Gattungen jeweils eine einheitlich und typisch ausgebildete verstärkte Testaepidermis besitzen. Andererseits darf auch im Falle einer kollabierten Testa nicht verkannt werden, daß diese zähe, aus verklebten Zellwänden bestehende Samenschale durchaus eine Schutzfunktion besitzt. Es kann also festgestellt werden, daß erhaltene zellige Strukturen in der Samenschale durchaus nicht funktionell abhängige Bildungen sein müssen, sondern als Merkmale eine gewisse Unabhängigkeit besitzen. In vielen Fällen ist sogar zu vermuten, daß die verstärkende Struktur der Testaepidermis dazu führt, daß die Zellen beim Wachstum des Embryos nicht zerdrückt werden, sondern erhalten bleiben.

Zellige Testaschichten (im Wesentlichen die Epidermis) konnten bisher bei folgenden Triben beobachtet werden und zwar jeweils bei der Mehrzahl der untersuchten Gattungen: *Astereae* (GRAU l.c., unpubl.) mit spezifisch verstärkter zelliger Epidermis, *Cardueae* (DITTRICH l.c.) mit mehrschichtig zelliger, verstärkter Testa, *Lactuceae* (GRAU unpubl.) mit meist einschichtiger ebenfalls charakteristisch verstärkter Epidermis, *Mutisieae* und im beschränktem Umfang auch *Anthemideae*, diese mit allerdings deutlich erkennbarer Reduktion der zelligen Differenzierung der Testa.

In diesem Zusammenhang muß auch kurz auf die Ausgestaltung der innersten, den Embryo direkt umhüllenden Schicht der Achäne eingegangen werden. Die Ausbildung dieser Schicht ist augenscheinlich allen Compositen gemeinsam. Es sind dickwandige, inhaltsstoffreiche, ungefärbte, in der Aufsicht meist in regelmäßigen Mustern angeordnete Zellen. Sie bilden eine Haut, die sich sowohl von der Testa als auch vom Embryo leicht löst. Eigenartigerweise ist das Interesse an dieser Schicht bisher äußerst gering, so gering, daß nicht einmal ihre Herkunft endgültig entschieden ist. Einerseits wird sie als Endothel, andererseits als Endospermrest gedeutet (vergl. MERXMÜLLER & GRAU 1977). Ich neige im Augenblick der zweiten Ansicht zu, wofür ja auch die Ausstattung der Zellen mit möglichen Reservestoffen spricht. Jedenfalls ist es eine isolierte, mit der Testa nicht zusammenhängende Zellschicht, die somit wohl kaum aus dieser hervorgegangen sein kann. Querschnitte zeigen, daß diese innerste Haut unterschiedlich stark sein kann. Bei *Astereae* , *Inuleae* und *Anthemideae* ist diese Haut, soweit untersucht, immer einschichtig, während sie bei den *Lactuceae* und *Mutisieae* praktisch immer zweischichtig ist. Untersuchungen an weiteren Triben stehen noch aus.

Bei den Mutisieen ist fast immer die Testaepidermis zellig erhalten. Selten sind noch weitere, darunterliegende Zellschichten differenziert. Im subepidermalen, meist kollabierten Teil der Testa finden sich normalerweise, allerdings in unterschiedlicher Dichte, Oxalatkristalle. Solche Einschlüsse treten bei Compositen an unterschiedlichen Stellen der Achäne auf (vergl. MERXMÜLLER & GRAU, 1977, NORDENSTAM 1977). Ihr Auftreten ist bei den *Mutisieae* (mit Ausnahme von *Duseniella* und *Doniophytum*) so allgemein, daß im speziellen Teil nicht gesondert darauf verwiesen wird.

DIE EINZELNEN TESTATYPEN

Bei den allermeisten der untersuchten Gattungen ist die Testa wenigstens mit ihrer Epidermis zellig und charakteristisch ausgebildet. Abb. 1 gibt einen Überblick der verschiedenen Typen der Testa im Querschnitt und nennt die je-

weils zugehörigen Gattungen. Aufgenommen in diese Übersicht wurden auch Gattungen, die bisher nur unsicher den Mutisieen zugerechnet werden konnten, aber gleichwertige Strukturen in der Samenschale besitzen. Sie sind mit einem Stern gekennzeichnet. Gattungen, die zur Benennung der einzelnen Typen verwendet wurden, sind unterstrichen. Von allen möglichen Ansichten der Epidermiszellen der Testa werden in erster Linie Schnittbilder herangezogen, die bei Querschnitten durch die Frucht entstehen. Eine erste große Einteilung kann zunächst nach dem Vorhandensein oder Fehlen erhaltener zelliger Strukturen in der Testa erfolgen. Bei den Gattungen der zweiten, so unterschiedenen Kategorie besitzt die Testa entweder keine verstärkten Zellen, oder die Epidermis ist im wesentlichen nur an der inneren, dem Embryo zugekehrten Wand verstärkt, oder aber es sind die Seitenwände (häufig damit in Zusammenhang auch die Innenwände) mit meist kräftigen Verstärkungen besetzt. Neben den Strukturen, die bei Querschnitten zu erkennen sind, treten noch Differenzierungen auf, die bei einer Aufsicht auf die Testa sichtbar werden. Je nach Gestalt der Epidermiszellen ist ein epidermaler Typ (mit geschwungenen, verzahnten Zellen),ein prosenchymatischer Typ(mit gestreckten geradwandigen Zellen), ein parenchymatischer Typ (regelmäßige, ± isodiametrische, unverdickte Zellen) und ein sklerenchymatischer Typ (meist sehr langgestreckte, faserige, verdickte Zellen) zu unterscheiden. Auf diese Weise lassen sich die Gattungen wie folgt gruppieren.

Testa kollabiert, keine zelligen Strukturen erkennbar:

1. *Doniophytum*-Typ. Hier sind keine zelligen Reste der Testa erhalten. Die Samenschale ist ein dichtes Geflecht kollabierter Zellen (Abb. 23).
   Vertreten bei: *Doniophytum* Wedd., *Duseniella* K.Schum.

Testa wenigstens in der Epidermis zellig erhalten, Epidermis epidermal oder parenchymatisch, nicht verstärkt.

2. *Barnadesia*-Typ.Testaepidermis der reifen Frucht flach bis zusammenfallend und nur durch die verstärkten Seitenwände gehalten. Zellen in der Aufsicht vom epidermalen Typ, länglich geschwungen und miteinander verzahnt (Abb. 5,13,24)
   Vertreten bei: *Barnadesia* Mutis, *Chuquiraga* Juss., *Dasyphyllum* H.B.K.
3. *Leuceria*-Typ. Epidermis in der Aufsicht mit geschwungenen, verzahnten Zellen (epidermal), unverstärkt, einschichtig (Abb. 6,14,25)
   Vertreten bei: *Leuceria* Lag., *Moscharia* Ruiz & Pavon, *Polyachyrus* Lag.
4. *Perezia*-Typ. Epidermis in der Aufsicht mit rechteckigen, ± isodiametrischen Zellen, unverstärkt, (parenchymatisch

bis prosenchymatisch) (Abb. 9,10,18,19,20,26,27,28)
Vertreten bei: *Perezia* Lag., *Pamphalea* Lag., *Proustia* Lag., (hier auch noch die subepidermale Schicht zellig) sowie mit etwas stärker länglichen Zellen bei *Acourtia* D.Don und *Lophopappus* Rusby. Auszuschließen sind hier einige bisher unter *Perezia* geführte Arten anderer Zugehörigkeit (siehe unten).

Testa wenigstens in der Epidermis zellig erhalten, Epidermis prosenchymatisch, Innenwand ± rippig verstärkt.

5. *Dicoma*-Typ. Von der Testa Epidermis und subepidermale Schicht erhalten. Epidermis auf der Innenwand rippig verstärkt (Abb. 8,17,30)
Vertreten bei: *Dicoma* Cass.,

6. *Erythrocephalum*-Typ. Nur die Epidermis zellig erhalten, deren Innenwand netzig bis rippig verstärkt (Abb. 7,15, 16,29)
Vertreten bei: *Erythrocephalum* Benth., *Achyrothalamus* O. Hoffm., *Pleiotaxis* Steetz.

Testa wenigstens in der Epidermis zellig erhalten, Epidermis parenchymatisch,unverstärkt, subepidermale Zellschichten verstärkt.

7. *Onoseris*-Typ. Zu den restlichen Typen vermittelnd. Epidermis parenchymatisch, unverstärkt, mehrere Reihen subepidermaler Zellen mit perlenkettenartiger, eingeschnürter Verstärkung (Abb. 46)
Vertreten bei: *Onoseris* Willd.,

8. *Gladiopappus*-Typ. Epidermis prosenchymatisch, subepidermale Schicht ± u-förmig verstärkt (Abb. 56)
Vertreten bei *Gladiopappus* H.Humb.,

Testa wenigstens in der Epidermis zellig erhalten, Epidermis sklerenchymatisch mit lang gestreckten Faserzellen.

Abb. 1: Übersicht der verschiedenen Testatypen und der zugehörigen Gattungen. Gattungen, die bisher nicht zu den Mutisieae gerechnet wurden, sind durch einen Stern gekennzeichnet; Gattungen die dem jeweiligen Testatyp den Namen gegeben haben sind unterstrichen; Gattungen, deren Testastruktur nicht ganz eindeutig geklärt wurde, sind eingeklammert. Weitere Erläuterungen im Text.

TESTAEPIDERMIS

TESTAEPIDERMIS VER-

SEITENWÄNDE VERSTÄRKT

Barnadesia, Chuquiraga
Dasyphyllum

Eurydochus, Glossarion,
Gongylolepis, Stifftia
(Neblinea, Stenopadus)

Adenocaulon*, Ainsliæa, Berardia*
Gochnatia, Moquinia, Pasaccardoa
Proustia, Tarchonanthus*, Triptilion
Chætanthera, Nassauvia, Plazia
Cnicothamnus, Pachylæna, Trichocline

Lycoseris, Jungia, Dinoseris
Wunderlichia, Hyaloseris
-Trixis, Holocheilus

Gerbera, Mutisia
Leibnitzia, Chaptalia
Piloselloides

Brachylæna*, Pertya

ZELLIG
TESTAEP. NICHT ZELLIG
STÄRKT
TESTAEP. UNVER-STÄRKT
SEITENW. UNVERST.
Doniophytum, Duseniella
Leucera, Moscharia
Polyachyrus - Perezia
Acourtia, Lophopappus
Proustia, Pamphalea
Erythrocephalum,
Achyrothalamus
Gladiopappus
Onoseris

9. *Gongylolepis*-Typ. Epidermiszellen der Testa hoch, nur in den Längswänden ohne Einschnürung verdickt (Abb. 36-41)
Vertreten bei: *Gongylolepis* R.H.Schomb., *Glossarion* Maguire & Wurdack, *Eurydochus* Maguire & Wurdack, *Stifftia* Mikan, *Perezia runcinata* A.Gray, *Acourtia wislizenii* (A. Gray) Reveal & King, *Leibnitzia ruficoma* (Franchet) Kitamura. Wahrscheinlich auch bei *Neblinea* Maguire & Wurdack und *Stenopadus* Blake.

10. *Mutisia*-Typ. Wie der *Gongylolepis*-Typ, Verdickungen jedoch nicht die gesamte Seitenwand umfassend (Abb. 31-35)
Vertreten bei: *Mutisia* L.f., *Chaptalia* Vent., *Gerbera* L. ex Cass., *Leibnitzia nepalensis* (Kunze) Kitamura, *Piloselloides* (Less.) Jeffrey.

11. *Jungia*-Typ. Verdickungen der Seitenwände durch Einschnürungen perlenkettenartig gegliedert (Abb. 12,21,42-44)
Vertreten bei: *Jungia* L.f., *Lycoseris* Cass., *Dinoseris* Griseb., *Hyaloseris* Griseb., *Wunderlichia* Riedel, *Perezia nudicaulis* A.Gray, *Gochnatia spectabilis* (D.Don) Less. Mit mehrzelliger Testa und Verstärkungen auch an den Zwischenwänden: *Trixis* P.Browne, *Holocheilus* Cass. (Abb. 45)

12. *Gochnatia*-Typ. Innen- und Seitenwände der Epidermis u-förmig verdickt, Verdickungen zur Außenwand hin auslaufend (Abb. 11,22, Abb. 47-55)
Vertreten bei: *Gochnatia* H.B.K., *Adenocaulon* Hooker, *Ainsliaea* DC., *Berardia* Vill., *Pachylaena* D.Don, *Pasaccardoa* O.Kuntze, *Plazia* Ruiz & Pavon, *Tarchonanthus* L., *Triptilion* Ruiz & Pavon.Mit besonders hohen Epidermiszellen: *Chaetanthera* Ruiz & Pavon, *Cnicothamnus* Griseb., *Nassauvia* Comm. ex Juss., *Trichocline* Cass. Mit zusätzlich verdickter Außenwand: *Gochnatia discoidea* (Less.) Cabr.

13. *Pertya*-Typ. Innen- und Seitenwände der Epidermis u-förmig verdickt, Verdickungen zur Außenwand hin mit einem Wulst abschließend (Abb. 57-58)
Vertreten bei: *Pertya* Sch.Bip., *Brachylaena* R.Br.

DIE UNTERSUCHTEN GATTUNGEN DER MUTISIEAE

Doniophytum Wedd., *Duseniella* K.Schum.

Untersuchte Arten
Do.andicola Wedd.
Du.patagonica (O.Hoffm.) K.Schum.

Beide Gattungen zeigen einen völlig identischen Aufbau der Achänen. Die polsterige bis schuppenförmige Epidermis des Karpells ist nur nach außen verdickt und relativ großzellig. Häufig sitzen den Epidermiszellen die Haare auf. Der Rest des Perikarps sowie die gesamte Testa sind völlig kollabiert. Auch in der Aufsicht sind keine zelligen Differenzierungen der Testaepidermis mehr zu erkennen. In der Testa sind zahlreiche, unterschiedlich große, körnige, stark lichtbrechende Einschlüsse zu erkennen. Die von Jeffrey (1967) vorgenommene Zusammenführung der beiden, traditionell in zwei verschiedenen Subtriben plazierter Gattungen, trifft sicherlich die Verwandtschaftsbeziehungen korrekt.

Barnadesia Mutis. *Chuquiraga* Juss., *Dasyphyllum* H.B.K.

Untersuchte Arten
B.dombeyana Less.
C.diacanthoides Less.
D.leptacanthum (Less.) Cabr.
D.lessingianum (Gardn.) Cabr.

Alle drei Gattungen sind im Achänenaufbau sehr ähnlich. Auf ein unterschiedlich dick ausgebildetes, fast völlig kollabiertes Perikarp folgt die Testa mit einer aus extrem wellig verschlungenen Zellen (Abb. 5,13) bestehenden Epidermis. Die Seitenwände der sehr flachen Zellen sind verdickt und erinnern im Querschnitt (Abb. 24) an den *Mutisia*-Typ, meist sind diese Seitenwände jedoch gekippt.

Leuceria Lag., *Moscharia* Ruiz & Pavon, *Polyachyrus* Lag.

Untersuchte Arten
L.achillaeifolia Hook. & Arn.
M.pinnatifolia Ruiz & Pavon
P.niveus DC.

Bei allen drei Gattungen ist die Fruchtwand relativ dünn und nur ihre Epidermis zellig ausgebildet (Abb. 25). Die Testaepidermis ist dünnwandig (Abb. 25) und in der Aufsicht deutlich epidermal strukturiert (Abb. 6,14)

Lophopappus Rusby, *Pamphalea* Lag., *Proustia* Lag.

Untersuchte Arten
L.foliosus Rusby
Pa.heterophylla Less.
Pr. cinerea Phil.
Pr.pungens Poepp.

Wie bei *Perezia* s.str. ist den drei Gattungen eine dünne Fruchtwand sowie eine Testaepidermis von dünnwandiger, parenchymatischer Struktur eigen. *Pamphalea* besitzt unter der Testaepidermis noch eine zweite, zellig erhaltene Schicht (Abb. 27).

Acourtia D.Don, *Perezia* Lag.

Untersuchte Arten
A.coulteri (A.Gray) Reveal & King
A.oxylepis (A.Gray) Reveal & King
A.platyphylla (A.Gray) Reveal & King
A.rigida DC.
A.wislizenii (A.Gray) Reveal & King
P.multiflora (H. & B.) Less.
P.nudicaulis A.Gray
P.nutans Less.
P.runcinata A.Gray

Die ursprünglich unter einer Gattung vereinigten Arten zeichnen sich in ihrer Mehrzahl durch eine parenchymatische bis prosenchymatische Testaepidermis aus, die bei *Perezia* s. str. kürzere (Abb. 9), bei *Acourtia* (Abb. 10) dagegen etwas längere Zellen besitzt. Das Perikarp ist dünn (Abb. 26) und bei *Acourtia* mit schmalen, weit getrennten Sklerenchymsträngen versehen. Aus diesem Schema fallen einige Arten heraus. *P.runcinata* besitzt eine Testaepidermis vom *Gongylolepis*-Typ (Abb. 41), *P.nudicaulis* ebenfalls deutlich verdickte Seitenwände mit wenigen Einschnürungen und entspricht so dem *Jungia*-Typ. *A.wislizenii* (Abb. 40) zeichnet sich neben dem dicken, starkrippigen Perikarp in der Testa durch Seitenwandverdickungen vom *Mutisia*-Typ aus. Die hier angedeutete Heterogenität dieses Formenkreises zeigt,daß auch nach der formellen Abtrennung der mittelamerikanischen ehemaligen Perezien noch keine endgültige Zuordnung aller Arten möglich ist. REVEAL & KING (1973) weisen in ihrer kurzen Übersicht der Gattung *Acourtia* auf das Vorhandensein weiterer, nicht *Acourtia* zuzuordnenden Arten aus dem ehemaligen *Perezia*-Komplex in Mittelamerika hin. Hierher ist zunächst einmal *P.runcinata* zu rechnen, für die möglicherweise der alte Gattungsname *Clarionea* Lag. ex D.Don anzuwenden wäre und deren nächsten Verwandten vielleicht eher in den holzigen Mutisieen des Guayana-Hochlands zu suchen sind. Auch die eigenartige *A.wislizenii* fällt, wenigstens was den Fruchtaufbau betrifft,

aus dem Rahmen der typischen Acourtien. *P.nudicaulis* schließlich wurde von BACIGALUPI (1931) noch der Sektion *Acourtia* zugeteilt. Aus diesem Bereich hebt sie sich sowohl durch den Habitus als auch durch ihre Testagestaltung heraus. Auch hier sind weitere Untersuchungen erforderlich. Die südamerikanischen krautigen Vertreter von *Perezia* s.str. dagegen bilden, in der Umschreibung von VUILLEUMIER (1969) einen einheitlichen und wohl auch in der Fruchtanatomie zusammenhängenden Komplex.

Cephalopappus Nees & Mart.

Untersuchte Art
C.sonchifolius Nees & Mart.

Von dieser eigenartigen, durch einen ringartigen Aufsatz auf die Achäne gekennzeichneten (ähnlich der Astereengattung *Polyarrhena*) Gattung lag nur spärliches junges Material vor. Die noch nicht ausentwickelte Testa zeigt in ihrer Epidermis etwas gestreckte, unverstärkte Zellen ähnlich etwa *Acourtia*. Eine endgültige Beurteilung kann aber erst nach Studium ausgereiften Materials erfolgen. Zunächst paßt *Cephalopappus* gut in den Verwandtschaftsbereich um *Acourtia* und *Perezia*.

Achyrothalamus O.Hoffm., *Erythrocephalum* Benth.

Untersuchte Arten
A.marginata O.Hoffm.
E.sambesianum Oliv. & Hiern.

Beide Gattungen besitzen sehr ähnliche, auffallend große Achänen. Das Perikarp ist vielschichtig, stark sklerenchymatisch und im Inneren durch eine Zone interstitial abgelagerten, dunkelfarbigen Harzes gekennzeichnet (Abb. 29)(ähnlich auch bei Gattungen anderer Triben zu beobachten so z.B. bei *Scolymus*). Die Testaepidermiszellen sind relativ groß, besonders im Bodenbereich verdickt, die Verdickung aber durch rundliche Verdünnungszonen netzartig aufgelöst. (Abb. 7,15).

Pleiotaxis Steetz

Untersuchte Art
P.antunesii O.Hoffm.

Pleiotaxis vermittelt in der Ausgestaltung der Testaepidermis zwischen *Erythrocephalum* und *Dicoma*. Die ebenfalls noch prosenchymatisch ausgestalteten Zellen (Abb. 16) sind im Bereich der Seitenwände und des Bodens stärker netzartig durchbrochen. Das Perikarp ist stark sklerenchymatisch, die verstärkten Zellen aber zu einzelnen Strängen aufgelöst.

Dicoma Cass.

Untersuchte Arten
D.anomala Sond.
D.capensis Less.
D.gerrardii Harv. ex Wilson

Das Perikarp ist bei den untersuchten Arten der Gattung außerordentlich unterschiedlich aufgebaut. Bei *D.gerrardii* umgibt ein geschlossener vielschichtiger Sklerenchymring das Karpell, während die Epidermiszellen der Täler extrem großlumig und harzgefüllt sind (Abb. 30). Bei *D.anomala* verteilen sich die großlumigen Zellen über die gesamte Achänenoberfläche, die hier kaum rippig gegliedert ist. Allen untersuchten Arten gemeinsam ist der gleichartige Aufbau der Testa (Abb. 17,30). Zellig erhalten sind die zwei bis drei obersten Zellschichten. Die Epidermis ist am Boden und den Seiten rippig verstärkt (Abb. 8). Die darunterliegenden Zellen sind parenchymatisch und mit einzelnen Oxalatkristallen versehen.

Hesperomannia A.Gray

Untersuchte Art
H.arborescens A.Gray

Die untersuchten Früchte waren nicht ausgereift und besaßen einen noch nicht ausentwickelten Embryo. Das Perikarp bildet im Querschnitt einen dicken sklerenchymatischen Ring. Die Testaepidermis bestand aus zu diesem Zeitpunkt länglichen, prosenchymatischen Zellen mit differenzierten, hauptsächlich in den Kanten verdickten Epidermiszellen. Im kollabierten Testagewebe ist Oxalat eingebettet. Das unzureichende Material läßt eine endgültige Zuordnung zu bekannten Typen nicht zu, jedoch ist wohl eine Weiterentwicklung der Testaepidermis im Verlauf der Ontogenese zum *Gochnatia*-Typ und ähnlichen Formen auszuschließen.

Eurydochus Maguire & Wurd., *Glossarion* Maguire & Wurd., *Gongylolepis* R.H.Schomb., *Neblinea* Maguire & Wurd., *Stenopadus* Blake, *Stifftia* Mikan

Untersuchte Arten
E.bracteatus Maguire & Wurd.
Gl.rhodanthum Maguire & Wurd.
Go.huachamacari Maguire
Go.martiana (Baker) Cuatr. & Steyerm.
N.promontorium Maguire & Wurd.
Ste.campestris Maguire & Wurd.
Sti.chrysantha Mikan.

Mit einer Reihe von anderen Gattungen bilden die hier untersuchten Genera einen der wenigen größeren zusammenhängenden Formenkreise der *Mutisieae* (MAGUIRE & WURDACK 1957). Das Zentrum dieser Gruppe liegt im Guayana-Hochland. Die Gruppe ist insofern interessant, als hier, nach formalistischen Gesichtspunkten, die Grenzen der Subtriben *Gochnatiinae* und *Mutisiinae* den Formenkreis halbieren. *Glossarion* verbindet sogar in gewisser Hinsicht die beiden Untereinheiten (MAGUIRE & WURDACK). Es konnten Vertreter aus beiden Untergruppen untersucht werden und alle zeigen den gleichen Testaaufbau nach dem *Gongylolepis*-Typ (Abb. 36 bis 39). Die ganzen Achänen sind dunkel pigmentiert und im kräftigen, vielschichtigen, von getrennten Sklerenchymbündeln durchzogenen Perikarp sitzen große Harzgänge. Junge Achänen der Gattungen *Stenopadus* und *Neblinea* zeigen, ohne daß schon eine Differenzierung der Testa erfolgt wäre, einen so ähnlichen Aufbau, daß diese wahrscheinlich im ausgereiften Zustand ebenfalls den *Gongylolepis*-Typ repräsentieren.

Mutisia L.f.

Untersuchte Art
M.latifolia D.Don

Mutisia besitzt im Perikarp einen geschlossenen, stark verdickten Sklerenchymmantel. Die Zellen sind zusammengedrückt, stark pigmentiert und nur in der Epidermis sind die Lumina etwas deutlicher ausgebildet. Die polsterförmige Verdickung der Seitenwände der Testaepidermis ist hier besonders charakteristisch ausgebildet (Abb. 35).

Chaptalia Vent., *Gerbera* L.ex Cass., *Leibnitzia* Cass., *Piloselloides* (Less.) Jeffrey

Untersuchte Arten
C.nutans Polakowsky
G.ambigua (Cass.) Sch.Bip.
G.kraussii Sch.Bip.
L.nepalensis (Kunze) Kitamura
L.ruficoma (Franchet) Kitamura
L.anandria (L.) Turcz.
P.hirsuta (Forsk.) Jeffrey

Dieser anerkannt eng verwandte Formenkreis wird seit Jeffrey (1967) in der vorliegenden Weise nach Gattungen aufgeteilt. Das Perikarp aller untersuchten Arten ist normalerweise dünnwandig mit mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Sklerenchymrippen (Abb. 31). Die Testaepidermis ist einheitlich vom *Mutisia*-Typ, wobei die Seitenwände entweder nur teilweise (*L.nepalensis*, Abb. 31) oder ± völlig von der polsterförmigen Verdickung erfaßt werden (Abb. 32-34). *L.rufi-*

coma besitzt längergestreckte Polster die zum *Gongylolepis*-Typ tendieren. Weder Karpellwand noch Testa können innerhalb dieses eng verwandten Formenkreises Argumente zur Gattungstrennung liefern. Interessant wäre es, die einzige südamerikanische *Gerbera*-Art (ZARDINI 1974) zu untersuchen. Nachdem die ebenfalls hierher gerechnete Gattung *Trichocline* eine Testaepidermis vom *Gochnatia*-Typ besitzt und auch bei *Gochnatia* in der jetzigen Umschreibung Unterschiede zwischen den alt- und neuweltlichen Arten bestehen, kann eine Einheitlichkeit von *Gerbera* in Hinblick auf die südamerikanische Art nicht unbedingt vorausgesetzt werden.

Lycoseris Cass., *Jungia* L.f., *Wunderlichia* Riedel, *Dinoseris* Griseb., *Hyaloseris* Griseb.

Untersuchte Arten
L.bracteata Benth.
J.floribunda Less.
J.sellowii Less.
D.salicifolia Griseb.
H.camataquiensis Hieron.
W.crulsiana Taub.

Der von den vier hier aufgezählten Gattungen repräsentierte *Jungia*-Typ der Testaepidermis ist im Prinzip ein differenzierter *Gongylolepis*-Typ. Die Verstärkungen der Seitenwände sind durch eine unterschiedliche Anzahl von Einschnürungen unterteilt (Abb. 12, Abb. 42-44). Die Fruchtwand ist bei den einzelnen Gattungen z.T. durchaus unterschiedlich ausgebildet. Bei *Lycoseris* finden sich Harzkanäle oberhalb der deutlichen Sklerenchymrippen (Abb. 42), bei *Wunderlichia* ist die Fruchtwand weitgehend kollabiert (Abb. 44). *Dinoseris* und *Hyaloseris* besitzen eine identische Fruchtwand. Die Epidermiszellen sind in beiden Fällen nach außen hin stark verdickt. *Gochnatia spectabilis* (siehe unten, Abb. 50) zeigt in der Testa einen ähnlichen Aufbau, allerdings mit jeweils nur einer Einschnürung je Polster. Schließlich besitzt auch *Perezia nudicaulis* (siehe oben) verdickte eingeschnürte Seitenwände der Testaepidermis.

Holocheilus Cass., *Trixis* P.Browne

Untersuchte Arten
H.brasiliensis (L.) Cabr.
H.hieracioides (D.Don) Cabr.
T.angustifolia DC.
T.frutescens P.Browne
T.grisebachii O.Ktze
T.involucrata D.Don
T.paradoxa Cass.
T.praestans (Vell.) Cabr.

T.stricta (Less.) Sprengel

Die Fruchtwand ist hier meist dünn, mit lediglich deutlich ausgebildeter Epidermis. Die Leitbündel des Karpells sind nur von wenigen festigenden Zellen umgeben (Abb. 45). Von der Testa sind mehrere Schichten zellig erhalten und im Prinzip nach dem *Jungia*-Typ verdickt, d.h. die Wände (hier auch die Querwände!) sind mit eingeschnürten Polstern besetzt (Abb. 45). Daraus ergibt sich eine extrem faserige Längsstruktur der Testa, die somit hauptsächlich zur Festigkeit der Frucht beiträgt. *Holocheilus* und *Trixis* unterscheiden sich im Aufbau der Achänen nicht, was die nahe Verwandtschaft der Gattungen (bisweilen wurde eine Zusammenfassung unter *Trixis* diskutiert) unterstreicht. *T.stricta*, eine Art unsicherer Gattungszugehörigkeit, (vergl. CRISCI 1974) zeigt, soweit das noch junge Material eine Beurteilung zuläßt, nicht den für *Trixis* typischen Testaaufbau. Eine Übereinstimmung mit *Onoseris* ist ebenfalls auszuschließen.

Onoseris Willd.

Untersuchte Arten
O.gnaphalioides Muschler
O.isotypus Benth.
O.odorata (D.Don) Hooker & Arn.

Onoseris besitzt ein kräftig ausgebildetes Karpell mit locker verknüpften Sklerenchymzonen (Abb. 46). Darunter liegt eine mehrschichtige Testa mit polsterartig verdickten Wänden. Von dieser Verdickung ist aber, im Gegensatz zu *Trixis* die Testaepidermis ausgenommen, die aus unverdickten parenchymatischen Zellen besteht. Der Monograph der Gattung (FERREYRA 1944) betrachtete *Onoseris* als isoliert mit einer Reihe von spezifischen Eigenschaften. Wenn auch die unverstärkte Testaepidermis *Onoseris* etwas stärker abhebt, so sind vom Aufbau der Testa her doch Beziehungen zu *Trixis* oder jedenfalls zu einer gemeinsamen Wurzel beider Gattungen anzunehmen.

Pasaccardoa O.Kuntze

Untersuchte Art
P.grantii (Benth. ex Oliv.) O.Ktze

Pasaccardoa besitzt eine Testaepidermis vom *Gochnatia*-Typ. Gleichzeitig besitzen die Achänen der untersuchten Art in der Fruchtwand auffällige Zellstrukturen. In den Tälern zwischen den Rippen finden sich extrem große, stark verdickte Zellen (Abb. 51).

Gochnatia H.B.K.

Untersuchte Arten
G.ilicifolia Less (sect. *Gochnatia*)
G.foliolosa (D.Don) D.Don (sect. *Pentaphorus* (D.Don) DC.)
G.blanchetiana (DC.) Cabr. (sect. *Moquiniastrum* Cabr.)
G.spectabilis (D.Don) Less. (sect. *Leucomeris* (D.Don) Cabr.)
G.discoidea (Less.) Cabr. (sect. *Discoseris* (Endl.) Cabr.)

CABRERA gliedert die Gattung *Gochnatia* in seiner Revision (1971) in sechs Sektionen. Mit Ausnahme der beiden einzigen Arten der Sektion *Leucomeris*, die in Südostasien beheimatet sind, stammen alle restlichen Arten aus dem neotropischen Bereich. *Gochnatia* ist demnach, neben *Gerbera*, die zweite Gattung der Mutisieen mit gleichzeitig neo- und paläotropischen Vertretern, allerdings mit umgekehrten Vorzeichen, nämlich dem Schwerpunkt der Gattung in Südamerika.

Untersucht wurden Arten aus fast allen Sektionen. Die Vertreter der Sektionen *Gochnatia*, *Pentaphorus* sowie *Moquiniastrum* zeigen eine Testaepidermis die dem nach der Gattung benannten *Gochnatia*-Typ entspricht (Abb. 47,48). *G.discoidea* (sect. *Discoseris*) zeichnet sich, neben dem krautigen bis suffruticosen Habitus kombiniert mit Monözie, durch eine leicht vom Grundtyp abweichende Testaepidermis aus. Als einzige der untersuchten Arten der Tribus mit u-förmig verdickter Testaepidermis ist hier auch die Außenwand verstärkt (Abb. 49). Diese Verdickung ist allerdings deutlich schwächer als die der restlichen Wände. Wesentlich gewichtigere Abweichungen zeigt dagegen *G.spectabilis* (sect. *Leucomeris*). Diese Art zeigt eine Testaepidermis mit nur seitlicher, einmal eingeschnürter Verdickung (Abb. 50), entspricht also dem *Jungia*-Typ. Die einzige weitere Art der Sektion *(G.decora)* steht *G.spectabilis* sehr nahe. Wenn auch kein Material vorlag so steht doch, auf Grund der Erfahrungen mit den übrigen Gattungen, zu vermuten, daß dort der gleiche Typ der Testaepidermis vorliegt. Nachdem Unterschiede im Aufbau der Testaepidermis üblicherweise auf eine größere, auch in anderen Bereichen feststellbare Heterogenität von Gattungen hinweisen (z.B. *Perezia*), ist zu erwägen ob nicht der Sektion *Leucomeris* wieder der Status einer eigenständigen Gattung zugeteilt werden sollte. *G.discoidea* dagegen könnte als allerdings deutlich getrennte Sektion von *Gochnatia* bestehen bleiben; zusätzliche Untersuchungen der anderen Arten könnten dies unterstreichen.

Moquinia DC.

Untersuchte Art
M.racemosa (Spr.) DC.

Die meisten ursprünglich zu *Moquinia* gerechneten Arten

wurden von CABRERA (1971) *Gochnatia* zugerechnet. Die einzige jetzt noch der Gattung angehörende Art besitzt, soweit dies dem noch jungen Material zu entnehmen ist, eine Testa, die mit der von *Gochnatia* nicht übereinstimmt. Eine Verstärkung durch u-Zellen ist nicht angedeutet.

Ainsliaea DC., *Cnicothamnus* Griseb., *Pachylaena* D.Don, *Plazia* Ruiz & Pavon, *Trichocline* Cass., *Triptilion* Ruiz & Pavon

Untersuchte Arten
A.pteropoda DC.
C.lorentzii Griseb.
Pa.atriplicifolia D.Don
Pl.daphnoides Weddell
Trich.heterophylla Less.
Trip. spinosum Ruiz & Pavon

Alle hier aufgeführten Gattungen besitzen eine Testaepidermis vom *Gochnatia*-Typ. Bei *Ainsliaea* ist das untersuchte Material verhältnismäßig jung, läßt aber die typischen Verdickungen schon deutlich erkennen. Bei *Triptilion* zeigt die Fruchtwand keine rippigen Verstärkungen und ist weitgehend kollabiert. Die Testa (Abb. 55) übernimmt hier weitgehend den Schutz des Embryos. *Trichocline* zeigt, soweit das untersuchte Material repräsentativ ist, in der Struktur der Testaepidermis keine direkten Beziehungen zu *Gerbera*.

Chaetanthera Ruiz & Pavon, *Nassauvia* Comm. ex Juss.

Untersuchte Arten
C.microphylla (Less.) Hook. & Arn.
C.tenella (DC.) Less.
N.macrantha DC.

Chaetanthera besitzt eine bei Befeuchtung stark quellende, hyaline und beim Schneiden sich nicht erhaltende Karpellwand. Bei einem in Wasser aufbewahrten Totalpräparat erscheint dadurch der durch eine besonders kräftige Testa umgebene Embryo sehr deutlich (Abb. 53). Im Querschnitt bildet die Testaepidermis besonders hohe Zellen vom *Gochnatia*-Typ (Abb. 53). Stark quellende Karpellwände kombiniert mit einer besonders kräftigen Testaepidermis treten bei den Mutisieen mehrmals, möglicherweise unabhängig voneinander auf (z.B. *Trichocline*). Auch bei *Nassauvia* tritt die Testaepidermis stark in den Vordergrund, während die Fruchtwand extrem reduziert ist. *Nassauvia* unterscheidet sich, mit *Triptilion*, durch die extrem sklerenchymatische Testa stark von den restlichen *Nassauviinae*.

Pertya Sch.Bip.

Untersuchte Art
P.glabrescens Sch.Bip.

Pertya repräsentiert in der Testa im Prinzip den *Gochnatia*-Typ. Die Verdickungen sind jedoch am Ende wulstig verbreitert (Abb. 58) und heben sich so etwas von den typischen u-Zellen ab. Die Fruchtwand ist deutlich differenziert und von Sklerenchymsträngen durchzogen.

Gladiopappus H.Humb.

Untersuchte Art
G.vernonioides H.Humb.

Von dieser monotypischen, auf Madagaskar beschränkten Gattung stand nur geringes Material zur Verfügung. Die durch einen eigenartigen, trockenhäutig-schuppigen Pappus ausgezeichnete Gattung besitzt ein lockeres, kaum differenziertes Karpell. Von der Testa ist sowohl die Epidermis wie die darunterliegende Schicht zellig ausgebildet (Abb. 56). Die Epidermis ist parenchymatisch und unverdickt, während die darunterliegenden Zellen schwach u-förmig (möglicherweise nicht ganz ausgereift) verstärkt, aber kurz und nicht faserförmig gestaltet sind. Reichlicheres Material sollte noch genau untersucht werden.

GATTUNGEN ZWEIFELHAFTER STELLUNG

Neben den Gattungen, deren Zugehörigkeit zu den Mutisieen bislang nicht im Zweifel stand, wurde auch eine Reihe von Genera untersucht, die, bei bisher nicht eindeutiger Tribuszugehörigkeit,bisweilen auch mit den Mutisieen in Verbindung gebracht wurden. Bei der meist charakteristischen Struktur der Testa der *Mutisieae* waren Argumente für oder gegen eine Zugehörigkeit dieser fraglichen Gattungen zu dieser Tribus zu erhoffen.

Berardia Vill. (mit *Jurinea* Cass. und *Cirsium* Mill.)

Untersuchte Arten
B.subacaulis Vill.
C.argyracanthum DC.
J.depressa C.A.Meyer
J.humilis DC.

BENTHAM und HOOKER (1873) brachten als erste *Berardia* mit den Mutisieae in Verbindung. Ursache für solche vermute-

ten Beziehungen waren das nackte Receptaculum und der gedrehte Pappus von *Berardia*. HOFFMANN (1890) stellte die Gattung dann definitiv zu den *Mutisieae* - und dort zu den *Gochnatiinae* - und führt als zusätzlichen Hinweis die typische Griffelgestalt an. BRIQUET und CAVILLIER (1931) setzen sich ausführlich und kritisch mit dieser Einordnung auseinander. Sie weisen mit Recht darauf hin, das alle zur Eingliederung in die *Mutisieae* angeführten Merkmale auch bei gewissen *Cardueae* anzutreffen sind und daher die Argumente HOFFMANNs in keiner Weise überzeugen. Andererseits, so BRIQUET und CAVILLIER, erfordern Karpologie, der Aufbau des Pollens und der Habitus zwingend eine Einreihung von *Berardia* in die *Cardueae-Carduinae*. MARKGRAF (1967) faßt alle Argumente nocn einmal zusammen. Sein Vergleich der aktinomorphen *Berardia*-Blüten mit den zygomorphen *Mutisia*-Blüten ist allerdings nicht glücklich, da HOFFMANN bei seiner Einordnung an Beziehungen zu den *Gochnatiinae* mit aktinomorphen Blüten dachte. Jedenfalls ist *Berardia* seit BRIQUET und CAVILLIER (zuletzt bei DITTRICH 1978) ein in seiner Zugehörigkeit nicht mehr diskutiertes Genus der *Cardueae*.

Eine erneute Analyse der von BRIQUET angeführten Kriterien ergibt folgendes. Durch Pollenmerkmale kann die Tribuszugehörigkeit nicht eindeutig bestimmt werden. Ähnlichkeiten bestehen mit den *Cardueae* (*Cirsium* und *Saussurea*,vergleiche hierzu CABRERA 1978) wie auch zu *Erythrocephalum* (STIX 1960). Hinsichtlich der Karpologie war zu erwarten, daß sich BRIQUET hier auf genaue Analysen stützen konnte. Erstaunlicherweise scheint dies jedoch nur z.T. der Fall gewesen zu sein. DITTRICH (l.c.) beschreibt die Testa bei seiner Charakterisierung der *Cardueae* folgendermaßen:"testa dark brown and hard (testa epidermis palisade-shaped and lignified)". Dies trifft für die mit den *Cardueae* bislang noch nicht vergleichend untersuchte Gattung *Berardia* nicht zu. Hier findet sich vielmehr eine Testastruktur vom *Gochnatia*-Typ (Abb. 22, 59) mit u-förmig verstärkter, nach "außen" hin dünnwandiger Epidermis.

Dieser Aufbau war allerdings BRIQUET durchaus bekannt, wie aus seiner Beschreibung hervorgeht: Il (le test) est constitué par une rangée de cellules également calibrées... en section transversale ... a parois radiales et internes en forme de U". Weniger genau scheint er jedoch den Fruchtaufbau zweifelsfreier *Cardueae* gekannt zu haben. Zum Vergleich wurden daher auch Vertreter der Gattungen *Cirsium* und *Jurinea* untersucht. Querschnitte (Abb. 60,61) zeigen, daß bei den angeführten Arten die Testa mehrreihig zellig erhalten ist. Die Zellen sind eher gleichmäßig, bei den einzelnen Arten allerdings unterschiedlich intensiv verdickt. Sie sind in der Aufsicht (Abb. 62) relativ kurz, zylindrisch und zugespitzt. Übereinstimmungen mit dem Testatyp von *Berardia* bestehen nicht. Die prinzipielle Baugleichheit der Testa von *Cirsium* und *Jurinea* ist insofern bedeutsam, als *Jurinea* innerhalb der *Carduinae* eine unsichere Stellung einnimmt. Wenn in-

nerhalb der *Carduinae* entfernter stehende Gattungen gleiche Strukturen in der Testa aufweisen, kommt dem abweichenden Bau von *Berardia* umso größere Bedeutung zu.

Es bleibt somit von den von BRIQUET angeführten Merkmalen der mit einigen *Carduinae* übereinstimmende Habitus von *Berardia* als einziger Hinweis übrig. Hier, so glaube ich, muß mit der Argumentation von BRIQUET und CAVILLIER festgestellt werden, daß solche Wuchsformen auch bei den Mutisieen nicht unbekannt sind (vergl. etwa *Pachylaena* oder manche *Perezia*-Arten) und dieses Merkmal nicht stärker bewertet werden kann, als die Gestaltung von Köpfchenboden, Pappus und Griffel.

Im Augenblick bleibt daher als einziges Kriterium für die Tribuszugehörigkeit von *Berardia* die Struktur der Frucht und hier besonders der Testa, die eindeutig für eine Zugehörigkeit zu den *Mutisieae* spricht.

Brachylaena R.Br., *Tarchonanthus* L.

Untersuchte Arten
B.glauca (L.f.) Druce
B.ilicifolia (Lam.) Phill. & Schwkt.
T.camphoratus L.

Brachylaena (unter Einschluß von *Synchodendron*) mit *Tarchonanthus* ursprünglich den *Inuleae* zugeordnet, nimmt dort eine sehr unnatürliche Position ein. LEINS (1971) verwies auf Grund palynologischer Untersuchungen auf Beziehungen zu den Mutisieen hin. SKVARLA et al. (1978) stimmen in der Beurteilung des Pollens mit den Ergebnissen von LEINS prinzipiell überein, neigen aber auf Grund des anthemoiden (auch den Mutisieen normalerweise eigenen) Pollentyps eher zu einer Zugehörigkeit zu den Anthemideen. JEFFREY (1978) erwägt sogar einen Einschluß von *Brachylaena* in die *Astereae* . Hervorgehoben wird bei den Überlegungen von SKVARLA speziell eine habituelle Ähnlichkeit mit der Anthemideengattung *Eriocephalus*. Bei näherem Studium erweisen sich die Ähnlichkeiten jedoch eher als oberflächlich. Während der wollige Charakter der Köpfchen bei *Tarchonanthus* von den dicht behaarten Achänen herrührt, sitzt das Indument bei *Eriocephalus* im wesentlichen auf der Köpfchenhülle. Nach Entfernung der Wollhaare präsentieren sich die Köpfchen als sehr unterschiedlich gebaut. Bei beiden fraglichen Gattungen trägt die Fruchtanatomie wesentlich zu einer endgültigen Klärung der Tribuszugehörigkeit bei. *Brachylaena* zeigt eine so typische, bisher nur bei den Mutisieen angetroffene Ausbildung der Testaepidermis (Abb. 57), daß über ihre Zugehörigkeit zu dieser Tribus kein Zweifel bestehen kann. Die u-förmige Verdickung der Testaepidermis, mit der wulstigen, gegen die Außenwand gerichteten Struktur, tritt sonst nur noch bei *Pertya* auf,

einer Gattung,über deren Zugehörigkeit zu den Mutisieen wohl keine Zweifel bestehen. Allgemein ist es ein etwas abgewandelter *Gochnatia*-Typ. Die Ähnlichkeit in den Achänen der beiden Gattungen erstreckt sich im übrigen auf eine nahezu identische Ausbildung der Fruchtwand (Abb. 57,58). *Tarchonanthus* hat eine Testa vom weit verbreiteten *Gochnatia*-Typ. Beide Gattungen lassen sich somit in die *Gochnatiinae* der herkömmlichen Auffassung eingliedern. *Brachylaena* und *Tarchonanthus* sind, soweit es ihre Testa betrifft, einander weniger nahe zugeordnet als anderen Gattungen der *Mutisieae*. Eine Zugehörigkeit zu den *Anthemideae* ist jedenfalls ausgeschlossen.

Adenocaulon Hooker

Untersuchte Art
A.bicolor Hooker

Adenocaulon zeigt eine noch unsicherere Position als die *Tarchonanthinae*. Diskutiert werden die *Mutisieae* (STEBBINS in ORNDUFF et al. 1967, NORDENSTAM 1978), die *Senecioneae* (CRONQUIST 1955, WAGENITZ 1964, ORNDUFF et al. l.c.) gegen den Widerstand von NORDENSTAM (l.c.), die *Heliantheae* (BENTHAM 1873) und schließlich sogar die *Inuleae* (HOFFMANN 1890). Trotz anthemoiden Pollentyps halten SKVARLA et al. (1978) eine Zugehörigkeit zu den Anthemideen für unwahrscheinlich, während TURNER (am gleichen Ort) diese Beziehung nicht ganz ausschließt. *Heliantheae*, *Senecioneae* und *Inuleae* scheiden, wie auch die *Anthemideae*, auf Grund der spezifischen Testastruktur von *Adenocaulon* aus (Abb. 54). Die Testaepidermis vom *Gochnatia*-Typ unterstützt eine Einordnung von *Adenocaulon* in die zentrale Gruppe der Mutisieen.

Chionopappus Benth.

Untersuchte Art
C.benthamii Blake

Chionopappus wurde von ROBINSON & CUATRECASAS (1973) zu den *Liabeae* gestellt, eine Position, die durch die palynologischen Untersuchungen von MARTICORENA & PARRA (1974) weiter gefestigt wurde und von NORDENSTAM (1978) akzeptiert wird. Der anatomische Aufbau der Achänen steht damit völlig in Einklang.

Anisochaeta DC.

Untersuchte Art
A.mikanoides DC.

Anisochaeta wurde übereinstimmend (LEINS 1971, MARTICO-

RENA & PARRA 1974) den *Inuleae* zugeordnet. Das allerdings unreife Material, das fruchtanatomisch untersucht wurde, bestätigt diese Einordnung.

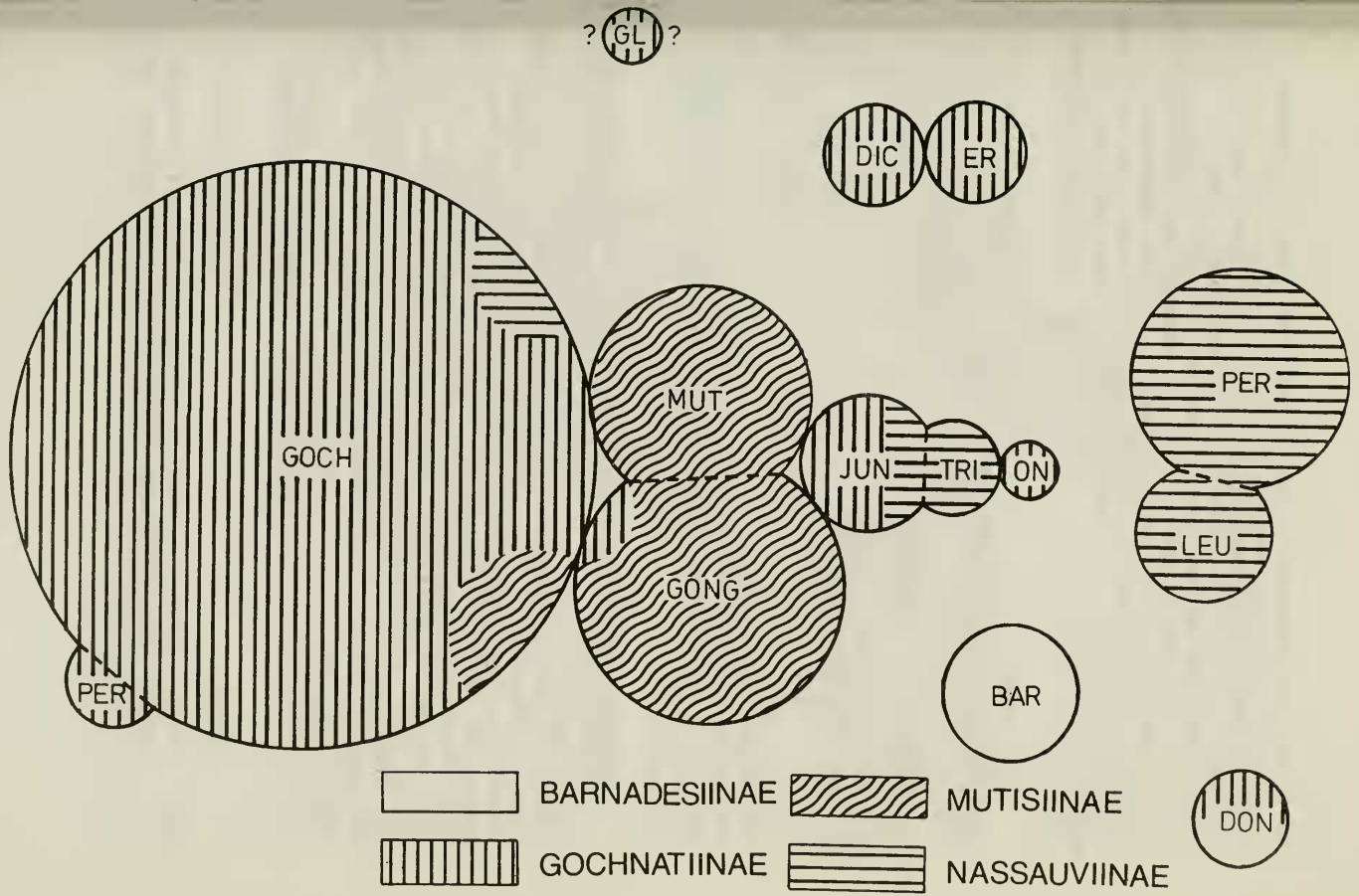
DIE GLIEDERUNG DER MUTISIEAE

Zur Unterteilung der *Mutisieae* existieren in neuerer Zeit, soweit es sich um die gesamte Tribus handelt, zwei Vorschläge. CABRERA gliedert 1961 und in ergänzter Form 1978 in vier Subtriben, die *Barnadesiinae*, *Gochnatiinae*, *Mutisiinae* und *Nassauviinae*, von denen die letztgenannte als die wahrscheinlich natürlichste Einheit betrachtet wird. Basis dieses Systems sind verschiedene Merkmale aus dem Blütenbereich wie Blütengestalt, Blütenbehaarung, Pappusgestalt und Griffelmerkmale. JEFFREY (1967) untergliedert in einer vorläufigen Übersicht in 12 Serien (noch unter Einschluß der mittlerweile mit Recht ausgeschlossenen Gattungen *Chionopappus* und *Anisochaeta*). Grundlage dieser Einteilung ist ausschließlich die Griffelgestalt. Ein Vergleich beider Gliederungsvorschläge untereinander zeigt teilweise starke Widersprüche.

Übereinstimmung besteht hauptsächlich in der Beurteilung der *Barnadesiinae* (*Barnadesia*-Serie bei JEFFREY). Die nach Vernachlässigung von *Chionopappus* und *Anisochaeta* ersten drei Serien nach JEFFREY (*Pleiotaxis*-, *Pertya*- und *Dicoma*-Serie) umfassen im Wesentlichen Elemente der *Gochnatiinae* im Sinne CABRERAs. Die in den Serien "*Trixis*" und "*Nassauvia*" zusammengefaßten Arten entsprechen etwa den *Nassauviinae*. Die *Mutisia*-Serie dagegen ist äußerst heterogen (mit Gattungen aller Subtriben mit Ausnahme der *Barnadesiinae*) und auch die *Stifftia*-Serie beinhaltet Genera der *Mutisiinae* und *Gochnatiinae*.

Die Übereinstimmungen der Gliederung JEFFREYs mit einer Gruppierung nach den hier vorgestellten Testatypen beschränken sich hauptsächlich auf die Vereinigung von Gattungspaaren mit gemeinsamen Testamerkmalen in der gleichen Serie. Zu nennen sind hier etwa *Achyrothalamus* und *Erythrocephalum*, *Trixis* und *Jungia*, *Doniophytum* und *Duseniella*. Eine Übereinstimmung in größeren Zügen ist enttäuschend gering.

Abb. 2: Die untersuchten Gattungen der Mutisieae, ihre Testatypen und ihre Zugehörigkeit zu den 4 Subtribus. Abkürzungen nach Abb. 1.


? GL ?
DIC
ER
GOCH
MUT
JUN
TRI
ON
PER
LEU
GONG
PER
BAR
DON
BARNADESIINAE
MUTISIINAE
GOCHNATIINAE
NASSAUVIINAE

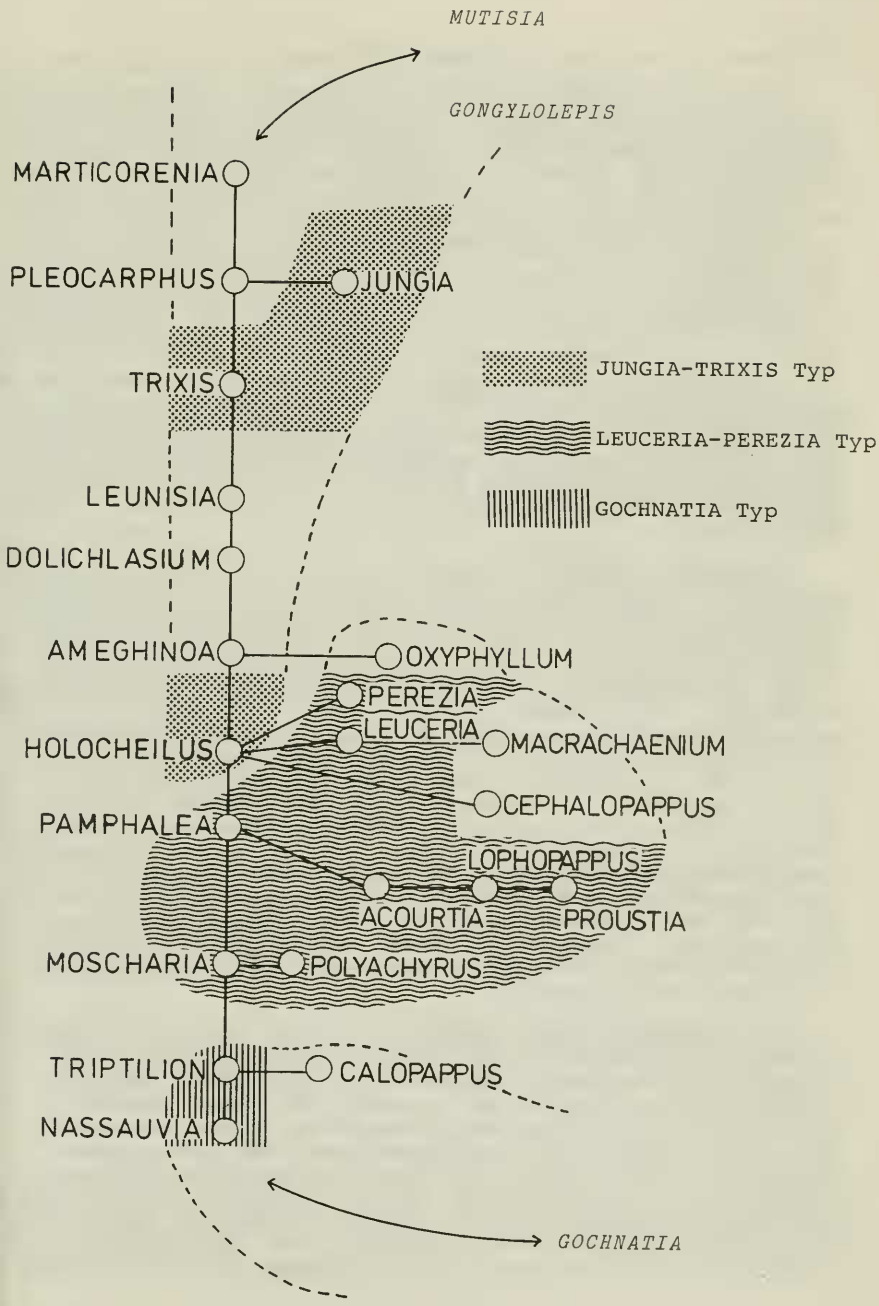
Erheblich bessere Übereinstimmung mit den Testatypen zeigt die Gliederung nach CABRERA. Abb. 2 vergleicht die Untersuchungsergebnisse mit den vier Subtriben. Jeder abgetrennte Kreis oder Kreissektor repräsentiert einen der in Abb. 1 unterschiedenen Testatypen (die Abkürzungen beziehen sich auf die jeweiligen als typisch angegebenen Gattungen). Er aneinanderliegende Kreise unterstellen engere Beziehungen der Typen zueinander, entferntere Kreise lassen geringere Beziehungen vermuten. Die Größe der Kreise kennzeichnet die Anzahl der (untersuchten) Gattungen, die einem Typ entsprechen.

Den größten Komplex bilden die Gattungen vom *Gochnatia*-Typ. Sie sind zum größten Teil Angehörige der *Gochnatiinae*. Davon etwas abgesetzt, jedoch in ihrer Testaepidermis vom *Gochnatia*-Typ abzuleiten (die Beziehungen können aber auch in umgekehrter Richtung zu lesen sein), ist die Mehrzahl der *Mutisiinae*, die hier in zwei eng benachbarte Gattungsgruppen gegliedert werden können (mit dem *Mutisia*- und dem *Gongylolepis*-Typ der Testa). Daran schließen sich drei weitere kleinere Komplexe mit ebenfalls verwandten Testaformen (*Jungia*-, *Trixis*- und *Onoseris*-Typ) an, die traditionsgemäß den *Gochnatiinae* bzw. den *Nassauviinae* zugeordnet werden. Die Gattungen vom *Perezia*- und *Leuceria*-Typ bilden eine weitere zusammenhängende Gruppe, die ausschließlich von Vertretern der *Nassauviinae* gebildet wird (allerdings unter Ausschluß von *Nassauvia* selbst, die eine Testa vom *Gochnatia*-Typ besitzt).

Abseits von diesen beiden Hauptgruppen stehen die Gattungen vom *Dicoma*- und *Erythrocephalum*-Typ (vielleicht unter Einbeziehung des noch nicht genügend geklärten *Gladiopappus*). Diese Gruppe wird wieder ausschließlich den *Gochnatiinae* zugerechnet. Eine vielleicht in gewisser Hinsicht vermittelnde Stellung zwischen den beiden Hauptkomplexen können die wenigen Gattungen mit einer Testa vom *Barnadesia*-Typ einnehmen. Einmal erinnert die Testaepidermis in Aufsicht an den *Leuceria*-Typ, zum anderen treten Wandverstärkungen auf, die ähnlich wie beim *Mutisia*-Typ angelegt sind. Die Ähnlichkeit mit dem *Leuceria*-Typ darf jedoch nicht überbewertet werden. Auch im Bereich der Anthemideen treten noch Testaepidermisreste mit wellenförmigen Seitenwänden auf. Völlig isoliert wirken *Doniophytum* und *Duseniella*, bisher auf die *Barnadesiinae* und *Gochnatiinae* verteilt, mit dem

---

Abb. 3: PRIM-network der Nassauviinae nach Crisci, ergänzt durch die dort vertretenen Testatypen. Weitere Erläuterungen im Text.


MUTISIA
GONGYLOLEPIS
MARTICORENIA
PLEOCARPHUS
JUNGIA
TRIXIS
JUNGIA-TRIXIS Typ
LEUCERIA-PEREZIA Typ
GOCHNATIA Typ
LEUNISIA
DOLICHLASIUM
AMEGHINOA
OXYPHYLLUM
PEREZIA
LEUCERIA
HOLOCHEILUS
MACRACHAENIUM
CEPHALOPAPPUS
PAMPHALEA
LOPHOPAPPUS
ACOURTIA
PROUSTIA
MOSCHARIA
POLYACHYRUS
TRIPTILION
CALOPAPPUS
NASSAUVIA
GOCHNATIA

völligen Fehlen einer zelligen Differenzierung der Testa.

Versuche, wenigstens Teile der *Mutisieae* gliedernd zu erfassen, existieren mehrere. PARRA und MARTICORENA (1972) geben einen sehr detaillierten Überblick der Pollenkörner der chilenischen Mutisieen. Die Ergebnisse dieser Übersicht sind im Wesentlichen in der von CABRERA gebildeten Unterteilung enthalten. Für einige Formenkreise zeichnet CABRERA (1978) die Vernetzung der Gattungen. Innerhalb der *Gochnatia*-Gruppe (CABRERA l.c., Abb. 10) läßt sich die angenommene Beziehung *Gochnatia-Pleiotaxis* nicht durch die Fruchtanatomie stützen. Dies besonders, als *Gochnatia* nach dem Testaaufbau eine der stärker kontroversen Gattungen der Tribus ist (siehe oben). Die *Gerbera*-Gruppe (CABRERA l.c., Abb. 10 unten) ist mehrheitlich durch den *Mutisia*-Typ der Testa gekennzeichnet, lediglich *Trichocline* fällt in dieser Hinsicht heraus. Die Gruppierungen der Gattungen um *Gongylolepis* und *Stenopadus* (CABRERA l.c., Abb. 11) basierend auf den Untersuchungen von MAGUIRE,zeigen die Einheitlichkeit eines Komplexes eng zusammengehörender Gattungen auch im Bereich der Fruchtanatomie.

Besonders interessant und zum Vergleich nützlich ist die numerisch taxonomische Studie von CRISCI (1974) zur Untergliederung der *Nassauviinae*. CRISCI hat die 22 von ihm akzeptierten Gattungen sowie vier isolierte Arten von bisher unklarer Zugehörigkeit durch 90 Merkmalspaare charakterisiert und daraus die "Abstände" zwischen den einzelnen "OTUs" berechnet. CRISCI kommt auf diese Weise zu einem Netz ("PRIM network") der einzelne Taxa, das mögliche verwandtschaftliche Zusammenhänge graphisch darstellt. Dieses Netzwerk wurde der Abb. 3 zugrunde gelegt unter Weglassung der vier Arten noch unklarer Zugehörigkeit. Durch Raster wurden jeweils Gattungen gleicher oder verwandter Testatypen zusammengefaßt. Ein erster Blick zeigt, daß in diesem Schema Gattungen mit gleichen Testatypen augenscheinlich auch in anderer Hinsicht größere Ähnlichkeiten zeigen. Auffällig dabei ist, daß die zentrale Gruppe des Verwandtschaftsschemas die Gattungen mit unverstärkter Testa umfaßt, während sich oben und unten jeweils Gattungen anschließen, die verstärkte Testatypen repräsentieren.

Die Vermutung liegt nahe, daß die von CRISCI erarbeitete Gattungsübersicht nicht isolierte Verhältnisse in den Nassauviinen darstellt, sondern einen Ausschnitt der Verwandtschaftsbeziehungen der gesamten Mutisieen darstellt. Die im Schema nicht gekennzeichnete, weil aus Materialmangel nicht geschnittenen Gattungen sind z.T. untersuchten Gattungen so benachbart, daß einigermaßen ähnliche Testastrukturen zu vermuten sind. Das gilt für *Pleocarphus*, eine Gattung die lange Zeit mit *Jungia* vereinigt war, dann *Ameghinoa*, die VUILLEUMIER (1969) lediglich für eine spezialisierte *Trixis* hält. Überhaupt hat VUILLEUMIER (l.c.) einige der

hier herausgearbeiteten Entwicklungslinien in ihrer Besprechung der generischen Beziehungen der *Nassauviinae* schon vorweggenommen. So werden der Subtribus deutlich getrennte Evolutionslinien bescheinigt mit einzelnen näher verwandten Gruppen. Es sind dies einmal *Nassauvia* mit *Triptilion*, dann *Jungia* mit *Pleocarphus* und *Trixis* (und wohl auch *Holocheilus*) als etwas isolierter Komplex, dem höchstens *Leunisia* noch nahe steht. Der Rest der Tribus bildet danach eine etwas stärker zusammenhängende Einheit. Diese Vorstellungen, die auch schon WODEHOUSE (1929) auf Grund seiner Pollenuntersuchungen andeutete, entsprechen ziemlich genau den Schlußfolgerungen, die sich aus der Anwendung der Testamerkmale auf das Schema von CRISCI ergeben.

Die Verteilung der Testatypen auf die traditionellen Subtriben zeigt eine so generelle Übereinstimmung, besonders nach Klärung der Verhältnisse innerhalb der *Nassauviinae*, daß an der Bedeutung dieser neuen Merkmalskategorie für eine Untergliederung der Mutisieae nicht gezweifelt werden kann. Die Eindeutigkeit der Testamerkmale könnten diese sogar besonders geeignet machen, sie zu einer endgültigen Klärung der Gruppierung der Tribus zu verwerten. Abb. 4 gibt eine von den vorliegenden Ergebnissen extrapolierte Darstellung der Gruppierungen innerhalb der Mutisieae. Die vier Kreise repräsentieren die vier Subtriben; ihr Umfang zeigt die Größe der jeweiligen Einheit an. Die gerasterten Linien trennen diese Einheiten nach ihrer Testastruktur. Folgende Hauptgruppen können danach unterschieden werden.

1. *Doniophytum*-Gruppe. Testa nicht zellig differenziert (*Doniophytum*-Typ); neuweltlich:

   Doniophytum Wedd.
   Duseniella K.Schum.

2. *Barnadesia*-Gruppe. Äußere Testaschicht epidermal, verstärkt (*Barnadesia*-Typ); neuweltlich:

   Barnadesia Mutis
   Chuquiraga Juss.
   Dasyphyllum H.B.K.

3. *Perezia-Leuceria*-Gruppe. Äußere Testaschicht epidermal bis prosenchymatisch, unverstärkt (*Leuceria*-Typ, *Perezia*-Typ); neuweltlich:

   Leuceria Lag.
   Moscharia Ruiz & Pavon
   Polyachyrus Lag.

   Acourtia D.Don
   Lophopappus Rusby
   Pamphalea Lag.
   Proustia Lag.

4. *Dicoma-Erythrocephalum*-Gruppe. Äußere Testaschicht rippig verstärkt, prosenchymatisch (*Dicoma*-Typ, *Erythrocephalum*-Typ); altweltlich:

   Dicoma Cass.

   Achyrothalamus O.Hoffm.
   Erythrocephalum Benth.
   Pleiotaxis Steetz

5. *Gladiopappus*-Gruppe. Subepidermale Testaschicht verstärkt, Epidermis prosenchymatisch (*Gladiopappus*-Typ); altweltlich:

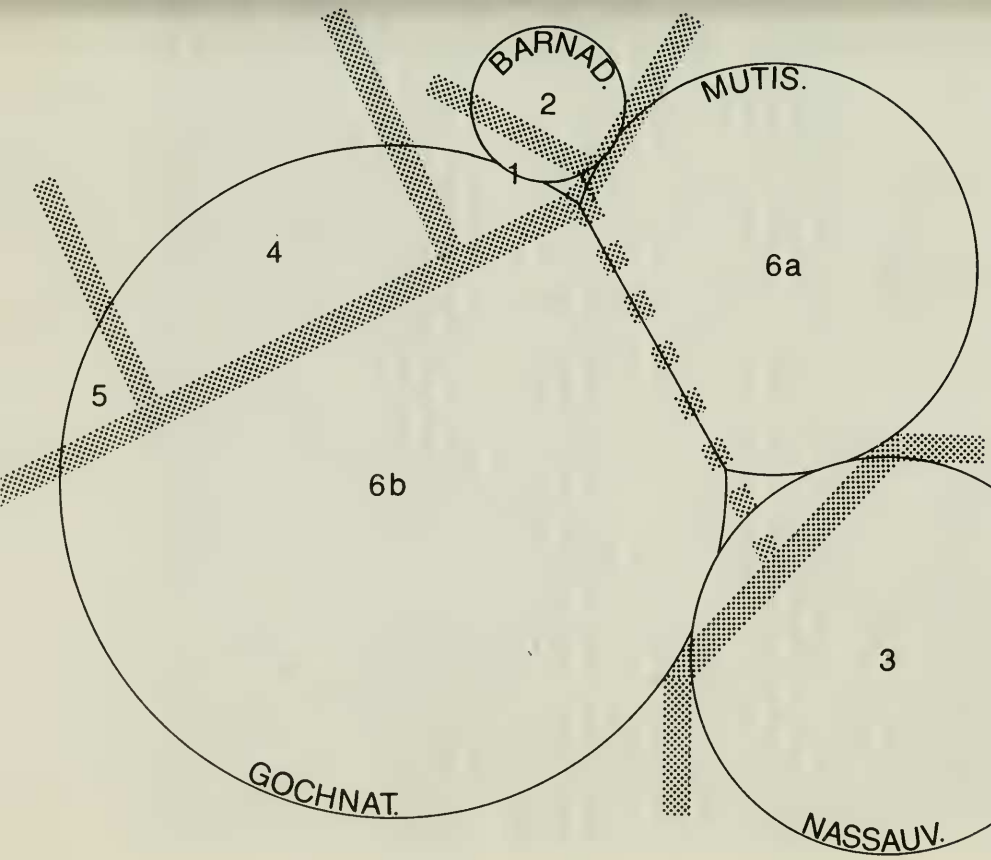
   Gladiopappus H.Humb.

6. *Mutisia-Gochnatia*-Gruppe.

   a. *Mutisia*-Untergruppe. Seitenwände der Testaepidermis verstärkt, Verstärkung bisweilen gegliedert, Zellen sklerenchymatisch (*Mutisia*-Typ, *Jungia*-Typ, wohl auch *Onoseris*-Typ); alt- und neuweltlich:

Chaptalia Vent.	neuweltlich
Mutisia L.f.	"
Gerbera L. ex Cass.	altwelt.+1 Art neuwelt.?
Leibnitzia Cass.	altweltlich
Piloselloides (Less.) Jeffrey	"
Eurydochus Maguire & Wurdack	neuweltlich
Glossarion Maguire & Wurdack	"
Gongylolepis R.H.Schomb.	"
Neblinea Maguire & Wurdack	"
Stenopadus Blake	"
Stifftia Mikan	"
Dinoseris Griseb.	neuweltlich
Hyaloseris Griseb.	"
Jungia L.f.	"
Lycoseris Cass.	"
Wunderlichia Riedel	"
Gochnatia H.B.K. sect. *Leucomeris* (D.Don) Cabr.	altweltlich
Trixis P.Browne	neuweltlich
Holocheilus Cass.	"
Onoseris Willd.	neuweltlich

Abb. 4: Verwandtschaftsschema der Mutisieae mit den 4 traditionellen Subtribus. Durch Rasterlinierung ist die Unterteilung nach den Testatypen darübergelegt. Weitere Erläuterungen im Text.



1 Doniophytum Gruppe

2 Barnadesia Gruppe

3 Leuceria-Perezia Gruppe

4 Erythrocephalum-Dicoma Gruppe

5 Gladiopappus Gruppe

6 Mutisia-Gochnatia Gruppe

a Mutisia Untergruppe

b Gochnatia Untergruppe

b. *Gochnatia*-Untergruppe. Testaepidermis u-förmig verstärkt, sklerenchymatisch (*Gochnatia*-Typ, *Pertya*-Typ); alt- und neuweltlich:

Ainsliaea DC.	altweltlich
Berardia Vill.	"
Pasaccardoa O.Kuntze	"
Tarchonanthus L.	"
Adenocaulon Hooker	neuweltlich
Gochnatia H.B.K. p.max.p.	"
Pachylaena D.Don	"
Plazia Ruiz & Pavon	"
Triptilion Ruiz & Pavon	"
Chaetanthera Ruiz & Pavon	"
Cnicothamnus Griseb.	"
Nassauvia Comm. ex Juss.	"
Trichocline Cass.	"
Brachylaena R.Br.	altweltlich
Pertya Sch.Bip.	"

Eng zueinander gehörend und sicherlich voneinander ableitbar sind die Gruppen 6 und 7. Bei *Onoseris* (FERREYRA 1944) finden sich sowohl aktinmorphe als auch zygomorphe Blüten und der Formenkreis um *Gongylolepis* beweist deutlich, wie auch MAGUIRE & WURDACK (1957) schreiben, daß dieses technische Merkmal zumindest in einigen Fällen nahestehende Sippen willkürlich trennt. Vielleicht wird durch die verschiedenen Blütentypen nur eine unterschiedliche Entwicklungshöhe demonstriert, die mehrfach und unabhängig erreicht worden ist. Die Gruppe 6 bildet den zentralen Teil der *Mutisieae*, mit einem Schwerpunkt in Mittel- und Südamerika. Die restlichen Gruppen sind nun regional wie auch nach ihrer Testastruktur deutlich getrennt, wobei die Mehrzahl der Gattungen wiederum neuweltlich ist.

Abschließend erhebt sich die Frage nach der Einheitlichkeit der *Mutisieae*. Die Tribus ist, wie etwa auch im palynologischen Bereich, in ihrem Fruchtaufbau und besonders in der Gestaltung der Testa unverhältnismäßig vielgestaltig. *Onoseris* vermittelt durch seine unverstärkte Testaepidermis nur scheinbar zum *Perezia*-Typ. So ergeben sich bisher 5 (je nach Beurteilung von *Gladiopappus* auch 6) getrennte Komplexe (vergl. Abb. 3) die nicht (mehr?) voneinander ableitbar sind. Ob es nun nur stark divergierenden Entwicklungslinien einer gemeinsamen Basis sind oder die Tribus in einige ursprünglich isolierte Gruppen aufzuspalten ist, müssen Untersuchungen nicht zuletzt auch der restlichen Gattungen zeigen. Sicherlich werden davon einige schon bekannte Testatypen besitzen. Aber Fälle, wie die unzureichend untersuchte Gattung *Hesperomannia* lassen noch Änderungen erwarten.

DIE VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN DER MUTISIEAE

CABRERA (1978) zitiert als bisher diskutierte verwandte Triben die *Heliantheae*, die *Cardueae* und auch die *Senecioneae*. JEFFREY (1978) plaziert die *Mutisieae* neben die *Lactuceae*. Das generelle Auftreten von zellig ausgebildeten Teilen der Testa erscheint mir eher eine mehrfach aufgetretene Entwicklungsrichtung zu sein und daher für eine Übergruppierung nicht geeignet. Dafür spricht meines Erachtens die stark spezifische Strukturierung der Testaepidermis in den Triben, wo eine solche ausgebildet ist. Besonders typisch sind hier etwa die *Astereae*. Auch die *Mutisieae* besitzen in ihrer Zentralgruppe Testaformen, die bisher noch in keiner anderen Tribus gefunden wurden. Anders sieht es mit der Testagestalt der altweltlichen *Dicoma-Erythrocephalum*-Gruppe aus. Die Testaepidermis hat hier einen Bau wie er im Prinzip für zahlreiche *Lactuceae* charakteristisch ist. Es ist dies die einzige bisher bekannte Testaform, die wenigstens in den Grundzügen bei zwei Triben vorkommt. Von den anderen Triben kommen als nähere Verwandte die *Senecioneae* und *Heliantheae* auf Grund des stärker abweichenden Fruchtbaus überhaupt nicht in Frage, während die *Cardueae* noch eher als benachbarte Tribus betrachtet werden können.

ANHANG

Nach Abschluß des Manuskripts erschien eine weitere Arbeit von CRISCI (Taxon 29:213-224, 1980), die sich mit einer Rekonstruktion der Phylogenie der *Nassauviinae* mit numerischen Methoden befaßt. Einerseits gehen gegenüber der ersten Arbeit von CRISCI keine neuen Merkmale in die Darstellung ein, andererseits finden sich in den Gattungsstammbäumen die gleichen Gruppierungen wieder, wie sie schon im ersten, Abb.3 zugrunde liegenden Diagramm auftreten. Es ergeben sich somit hinsichtlich der Gruppierung in Bezug auf die Testaepidermis keine neuen Tatsachen.

S U M M A R Y

57 genera, mainly belonging to the tribe *Mutisieae*, have been investigated within respect to their fruit anatomy. In cross-sections mainly the structure of the testa had been studied since the anatomy of the carpell shows less significant characters for a grouping on a higher level.

Within the *Mutisieae* in the circumscription of CABRERA (1978) 6 maintypes of the testa could be distinguished which leed to the following main groups (fig. 1).

1. *Doniophytum*-group. Testa not maintained as a cellular tissue. New-world genera. *Doniophytum* Wedd., *Duseniella* K. Schum.

2. *Barnadesia*-group. External layer of the testa with epidermis-like cells, strengthened. New-world genera. *Barnadesia* Mutis, *Chuquiraga* Juss., *Dasyphyllum* H.B.K.

3. *Perezia-Leuceria*-group. External layer of the testa with epidermal or prosenchymatic cells, not strengthened. New-world genera. *Leuceria* Lag., *Moscharia* Ruiz & Pavon, *Polyachyrus* Lag. - *Acourtia* D.Don, *Lophopappus* Rusby, *Pamphalea* Lag., *Proustia* Lag.

4. *Dicoma-Erythrocephalum*-group. External layer of the testa strengthened with ribs, prosenchymatic. Old-world genera. *Dicoma* Cass. - *Achyrothalamus* O.Hoffm., *Erythrocephalum* Benth., *Pleiotaxis* Steetz.

5. *Gladiopappus*-group. Subepidermal layer of the testa strengthened, epidermis prosenchymatic. Old-world genus. *Gladiopappus* H.Humb.

6. *Mutisia-Gochnatia*-group.
   a. *Mutisia*-subgroup. Lateral walls of the testaepidermis strengthened, strengthenings sometimes articulated, cell sclerenchymatic. New-world genera. *Chaptalia* Vent., *Mutisia* L.f., one species of *Gerbera* L. ex Cass.- Old-world genera. *Gerbera* L. ex Cass., *Leibnitzia* Cass. *Piloselloides* (Less.) Jeffrey. - New-world genera. *Eurydochus* Maguire & Wurdack, *Glossarion* Maguire & Wurdack, *Gongylolepis* R.H. Schomb., *Neblinea* Maguire & Wurdack, *Stenopadus* Blake, *Stifftia* Mikan - New-world genera. *Dinoseris* Griseb., *Hyaloseris* Griseb., *Jungia* L.f, *Lycoseris* Cass. *Wunderlichia* Riedel - Old-world genus *Gochnatia* H.B.K. sect. *Leucomeris* (D.Don) Cabr. - New-world genera *Trixis* P.Browne, *Holocheilus* Cass., *Onoseris* Will
   b. *Gochnatia*-subgroup. Lateral and basal walls of the testa pidermis strengthened, u-shaped in cross-section. Old-world genera *Ainsliaea* DC., *Pasaccardoa* O.Kuntze - New-world genera *Gochnatia* H.B.K. p.max.p., *Pachylaena* D.Don *Plazia* Ruiz & Pavon, *Triptilion* Ruiz & Pavon - *Chaetan-*

thera Ruiz & Pavon, *Cnicothamnus* Griseb., *Nassauvia* Comm. ex Juss., *Trichocline* Cass. The following genera of uncertain position also show this type: *Berardia* Vill., *Tarchonanthus* L., *Brachylaena* R.Br. (Old world), *Adenocaulon* Hooker (New World). These four genera seem to be clearly *Mutisieae* since there are no real objections from palynology and other areas against this conception and their testatype only occurs within the *Mutisieae*.

The genera *Chionopappus* Benth. and *Anisochaeta* DC. can be excluded from the *Mutisieae* also by fruit-anatomical reasons.

The above demonstrated grouping is in certain respects in according with the arrangement of CABRERA. A schematic representation (fig. 2 and 4) of the subtribes has been made following CABRERA and the different types of the testa found within these units. A more detailed arrangement for the subtribe *Nassauviinae* exists from CRISCI (1974). His graph shows an arrangement of the genera using numerical technics. In this network of relationships the different testatypes show an astonishing clustering (fig. 3). It suggests that the *Nassauviinae* CRISCI are rather a cut-out of the whole *Mutisieae* than a separated unit.

As in palynology the *Mutisieae* are also a very diversified tribe in fruit anatomy. Whether this diversification is a sign of an old development in different directions or demonstrates rather a polyphyletic origin cannot be decided at the moment.

A testa with a maintained and not reduced cellular tissue is found in several tribes (as *Astereae*, *Cichorieae* , *Cardueae* and less distinct *Athemideae*) and probably polyphyletic. Within the *Mutisieae* only group 4 with the *Dicoma-Erythrocephalum*-type of the testaepidermis shows some relations to the*Cichorieae*, where similar strengthenings of the epidermal cells of the testa occur.

Within the *Compositae* there are two possiblities for the development of the integuments. In some tribes the integuments degenerate by forming a testa of a collapsed and not longer cellularly differentiated tissue. In the other case parts of the integument (at least the epidermis) remain as a well developped cellular layer.

HERKÜNFTE DER UNTERSUCHTEN ARTEN

Achyrothalamus marginata O.Hoffm., TWEEDIE 2540; *Acourtia coulteri* (A.Gray) Reveal & King, PRINGLE 3178; *Acourtia oxylepis* (A.Gray) Reveal & King, PRINGLE 8131; *Acourtia platyphylla* (A.Gray) Reveal & King, SCHAFFNER 375 p.p.; *Acourtia rigida* DC., SCHAFFNER 375 p.p.; *Acourtia wislizenii* (A.Gray) Reveal & King, PRINGLE 2290; *Adenocaulon bicolor* Hook, BRESINSKY s.n.; *Ainsliaea pteropoda* DC., HOOKER Herb. Ind., *Anisochaeta mikanoides* DC., MEDLEY WOOD 7165;

Barnadesia dombeyana Less. HUTCHISON 1718; *Berardia subacaulis* Vill. CHALET 40; *Brachylaena glauca* (L.f.) Druce, BAYLISS 7130; *Brachylaena ilicifolia* (Lam.) Phill. & Schwkt., COMPTON 28901;

Cephalopappus sonchifolius Nees & Mart., MARTIUS 2070; *Chaetanthera microphylla* (Cass.) Hook & Arn., NEGER s.n.; *Chaetanthera tenella* (DC.) Less., LOSER s.n.; *Chaptalia nutans* Polakowsky, VOGL 647; *Chionopappus benthamii* Blake, FERREYRA 16895; *Chuquiraga (Flotowia) diacanthoides* Less. GRAU s.n.; *Cirsium argyracanthum* DC., PODLECH 12685; *Cnicothamnus lorentzii* Griseb., CABRERA 14497;

Dasyphyllum leptacanthum(Less.) Cabr., CABRERA 12256; *Dasyphyllum lessingianum* (Gardn.) Cabr., DUARTE 1427; *Dicoma anomala* Sond., RUTHERFORD-SMITH 17; *Dicoma capensis* Less., MÜLLER 886; *Dicoma gerrardii* Harv. ex Wilson, BLEISSNER 220; *Dinoseris salicifolia* Griseb., CABRERA 15842; *Doniophytum andicola* Wedd., WERDERMANN 953; *Duseniella patagonica* (O. Hoffm.) K.Schum., ROIVAINEN 2306;

Erythrocephalum zambesianum Oliv. & Hiern, GOODIER 954; *Eurydochus bracteatus* Maguire & Wurdack, MAGUIRE & WURDACK 42186;

Gerbera ambigua Sch.Bip., MEEBOLD 13961; *Gerbera kraussii* Sch.Bip., STREY 6839; *Gladiopappus vernonioides* H.Humb., RAUH M 1230/59; *Glossarion rhodanthum* Maguire & Wurdack, MAGUIRE & WURDACK 42104; *Gochnatia blanchetiana* (DC.) Cabr., DUARTE 1452 *Gochnatia discoidea* (Less.) Cabr., BLANCHET 3345; *Gochnatia foliolosa* (D.Don.) D.Don, GRAU 1598; *Gochnatia foliolosa* (D.Don) D.Don, MANN 1617 L; *Gochnatia ilicifolia* Less., CURTISS 46; *Gochnatia spectabilis* (D.Don) Less., BRANDIS 1628; *Gongylolepis huachamacari* Maguire, MAGUIRE & WURDACK 42277; *Gongylolepis martiana* (Baker) Cuatr. & Steyerm., MARTIUS 23817;

Hesperomannia arborescens A.Gray, ROCK 10301; *Holocheilus brasiliensis* (L.) Cabr., PEREIRA 8086; *Holocheilus hieracioides* (D.Don) Cabr., CABRERA & FABRIS 17448; *Hyaloseris camataquiensis* Hieron., FIEBRIG 3067;

Jungia floribunda Less., BIABEL s.n.; *Jungia floribunda* Less.

KARWINSKI s.n.; *Jungia sellowii* Less., REITZ 2761; *Jurinea depressa* C.A. Meyer, KOTSCHY 57; *Jurinea humilis* DC., MERX-MÜLLER 17112;

Leibnitzia nepalensis (Kunze) Kitamura, BOT. GARTEN MÜNCHEN; *Leibnitzia ruficoma* (Franchet) Kitamura, POELT R 342; *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., BOT. GARTEN MÜNCHEN; *Leuceria achillaeifolia* Hook & Arn., DUSEN 1904; *Lophopappus foliosus* Rusby, TROLL 2955; *Lycoseris brateata* Benth., SCHIMPFF 369;

Moquinia racemosa (Spr.) DC., PEREIRA 2208; *Moscharia pinnatifolia* R. & Pav., CABRERA 11485; *Mutisia latifolia* D.Don, DESSAUER s.n.;

Nassauvia macrantha DC., GRANDJOT s.n.; *Neblinea promontorium* Maguire & Wurdack, MAGUIRE & WURDACK 42118;

Onoseris gnaphalioides Muschler, FERREYRA 13639; *Onoseris isotypus* Benth. & Hooker, VOGL 662; *Onoseris odorata* (D.Don) Hooker & Arn., FERREYRA 8884;

Pachylaena atriplicifolia D.Don, GRANDJOT s.n.; *Pamphalea heterophylla* Less., FABRIS 4778; *Pasaccardoa grantii* (Benth. ex Oliv.) O.Ktze., PHIPPS & VESEY-FITZGERALD 3215; *Perezia multiflora* (H. & B.) Less., WERDERMANN 1142; *Perezia nudicaulis* A.Gray, PRINGLE 6015; *Perezia nutans* Less., GRAU 222; *Perezia (Clarionea) runcinata* A.Gray, WOOD s.n.; *Pertya glabrescens* Sch.Bip., TOGASHI MT 6855; *Piloselloides hirsuta* (Forsk.) Jeffrey, C.A.SMITH 651; *Plazia daphnoides* Wedell, TROLL 789; *Pleiotaxis antunesii* O.Hoffm., GIESS 11360; *Polyachyrus niveus* DC., CABRERA 12663; *Proustia cinerea* Phil., ROIVAINEN 3380; *Proustia pungens* Poepp., GRAU 219;

Stenopadus campestris Maguire & Wurdack, Maguire et al. 41816; *Stifftia chrysantha* Mikan., LUETZELBURG 12519;

Tarchonanthus camphoratus L., BAUM 984; *Trichocline catharinensis* Cabr., REITZ 3264; *Trichocline heterophylla* Less., CABRERA 10510; *Triptilion spinosum* R. & Pav., HOLLERMAYER 216; *Trixis angustifolia* DC., TROLL 538; *Trixis frutescens* P.Browne, TROLL 460; *Trixis grisebachii* O.Ktze, CABRERA 14270; *Trixis involucrata* D.Don, ARSÈNE s.n.; *Trixis paradoxa* Cass., HUTCHISON 5407; *Trixis praestans* (Vell.) Cabr., REITZ & KLEIN 6752; *Trixis stricta* (Less.) Sprengel, (=*Onoseris stricta* Less.), FABRIS 2600;

Wunderlichia crulsiana Taub., LUETZELBURG 733;

L I T E R A T U R

ANDERSON, C. 1972. A Monograph of the Mexican and Central American Species of Trixis (Compositae). Mem. N.Y. Bot. Gard. 22: 1-68.

BAAGØE, J. 1978 ("1977"). Microcharakters in the ligules of the Compositae. In HEYWOOD, V.H. et al. The Biology and Chemistry of the Compositae I: 119-139.

BACIGALUPI, R. 1931. A monograph of the genus Perezia, section Acourtia with a provisional key to the section Euperezia, Contr. Gray Herb. 97: 1-81.

BENTHAM, G. 1873. Notes on the classification, history and geographical distribution of the Compositae. J.Linn. Soc. (Bot.) 13: 335-577.

BENTHAM, G. & J.D. HOOKER, 1873. Genera Plantarum. Vol. 2, London.

BRIQUET, J. 1916. Etudes carpologiques sur les genres des Composés Anthemis, Ormenis et Santolina. Ann. Cons. Jard. Bot.Genève 19: 257-313.

BRIQUET, J. & F.CAVILLIER. 1931. Berardia in BURNAT, J. Flore des Alpes Maritimes 7: 235-243.

CABRERA, A.L. 1961. Compuestas Argentinas. Clave para la determinación de los géneros. Rev. Mus. Arg. Cienc.Nat. Bot. 2: 291-362.

-- 1968. Rehabilitacion del genero "Holocheilus" Cassini (Compositae). Rev. Mus.La Plata (N.S.) 11: 1-15.

-- 1971. Revisión del género Gochnatia (Compositae). Rev. Mus.La Plata (N.S.) 12: 1-60.

-- 1978 ("1977"). Mutisieae - systematic review. In HEYWOOD, V.H. et al. The Biology and Chemistry of the Compositae II: 1039-1066.

CARLQUIST, S. 1957. Anatomy of Guayana Mutisieae. Mem. N.Y. Bot. Garden 9: 441-476.

CRISCI, J.V. 1974. A Numerical-Taxonomic Study of the Subtribe Nassauviinae (Compositae, Mutisieae). J.Arnold Arb. 55: 568-610.

CRONQUIST, A. 1955. In HITCHCOCK,C.L. et al., Vascular Plants of the Pacific Northwest. Univ.Wash. Publ. Biol. 17: 1-343.

DITTRICH, M. 1968. Karpologische Untersuchungen zur Systematik von Centaurea und verwandten Gattungen. Bot.Jahrb. 88: 70-162.

-- 1978 ("1977"). Cynareae - systematic review. In HEYWOOD, V.H. et al. The Biology and Chemistry of the Compositae II: 999-1015.

FERREYRA, R. 1944. Revisión del genero Onoseris. J.Arnold Arb. 25: 349-395.

GRAU, J. 1975. Podocoma und Vittadinia - zwei vermeintlich bikontinentale Gattungen. Mitt.Bot.München 12: 181-194.

HEINECK, O. 1890. Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Compositen. Diss. Leipzig.

HEYWOOD, V.H., J.B. HARBORNE & B.L. TURNER. (Edit.) 1978 ("1977"). The Biology and Chemistry of the Compositae. I & II, London, Academic Press.

HOFFMANN, O. 1890. Compositae (z.T.) In ENGLER & PRANTL eds., Die natürlichen Pflanzenfamilien IV. Teil, 5 Abt.

JEFFREY, C. 1967. Notes on Compositae: II. The Mutisieae in East Tropical Africa. Kew Bull. 21: 177-223.

-- 1978 ("1977"). Corolla forms in Compositae - some evolutionary and taxonomic speculations. In HEYWOOD, V.H. et al. The Biology and Chemistry of the Compositae I: 111-118.

-- 1978. Compositae in HEYWOOD, V.H. (ed.) Flowering Plants of the World. Oxford Univ.Press.

KYNCLOVA, M. 1970. Comparative morphology of achenes of the tribe Anthemideae Cass. (Family Asteraceae) and its taxonomical significance. Preslia 42: 33-53.

LEINS, P. 1971. Pollensystematische Studien an Inuleen. I. Tarchonanthinae, Plucheinae, Inulinae, Buphthalminae. Bot.Jb. 91: 91-146.

MAGUIRE, B. 1956. Distribution, endemicity and evolution patterns among Compositae of the Guayana Highland of Venezuela. Proc. Am. Philos. Soc. 100: 467-475.

MAGUIRE, B. & J.J. WURDACK. 1957. The Botany of the Guayana Highland - part II. Mem. N.Y.Bot. Gard. 9: 235-392.

MARKGRAF, F. 1967. Berardia lanuginosa (Lam.) Fiori - eine kostbare Pflanze der südwestlichen Hochalpen - Jahrb. Ver. Schutz Alpenpfl. u. Tiere 32: 73-83.

MARTICORENA, C. & O. PARRA. 1974. Morfología de los granos de polen y posición sistemática de Anisochaeta DC., Chionopappus Benth., Feddea Urb. y Gochnatia glomeriflora Gray (Compositae). Bol. Soc. Biol. Concepción 47: 187-197.

MERXMÜLLER, H. & J. GRAU. 1977. Fruchtanatomische Untersuchungen in der Inula-Gruppe (Asteraceae). Publ. Cairo Univ. Herb. 7/8: 9-20.

NORDENSTAM, B. 1978 ("1977"). Senecioneae and Liabeae - sytematic review. In HEYWOOD, V.H. et al. The Biology and Chemistry of the Compositae II: 799-830.

NORDENSTAM, B. & G. EL-GHAZALY. 1977. Floral micromorphology and pollen ultrastructure in some Centaureinae (Compositae) mainly from Egypt. Publ. Cairo Univ. Herb. 7/8: 143-155.

ORNDUFF, R., T. MOSQUIN, D.W. KYHOS & P.H. RAVEN. 1967. Chromosome numbers in Compositae. VI. Senecioneae II. Amer. J.Bot. 54: 205-213.

PARRA, O. & C. MARTICORENA. 1972. Granos de polen de plantas chilenas. II. Compositae-Mutisieae. Gayana 21: 1-10

REVEAL, J.L. & R.M. KING. 1973. Re-establishment of Acourtia D.Don (Asteraceae). Phytologia 26: 228-232.

REITBRECHT, F. 1974. Fruchtanatomie und Systematik der Anthemideae (Asteraceae). Diss. Wien.

ROBINSON, H. & J. CUATRECASAS. 1973. Synopsis of the genus Philoglossa (Liabeae, Asteraceae). Phytologia 26: 43-63

SKVARLA, J.J., B.L. TURNER, V.C. PATEL & A.S. TOMB. 1978 ("1977"). Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. In HEYWOOD, V.H. et al. The Biology and Chemistry of the Compositae I: 141-248.

STIX, E. 1960. Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. Grana palyn. 2: 41-114.

VUILLEUMIER, B.S. 1969. The systematics and evolution of Perezia Sect. Perezia (Compositae). Contr. Gray Herb. 199: 1-163.

WAGENITZ, G. 1964. Compositae. In Englers Syllabus II, Berlin 12.Aufl.

-- 1979. Compositae, allg. Teil, in HEGI, III.Flora von Mitteleuropa VI/3: XI-XXXVI.

WODEHOUSE, R.P. 1929. Pollen grains in the identification and classification of plants. - III The Nassauviinae. Bull. Torrey Bot.Club 56:123-138.

ZARDINI, E.M. 1974. Sobre la presencia del género Gerbera en America. Bol. Soc. Argent. Bot. 16: 103-108.

Z U D E N A B B I L D U N G E N

Die Abbildungen 5 bis 12 sind halbschematische Darstellungen der wichtigsten Testatypen. Der Maßstab der einzelnen Typen ist annähernd gleich. Die zelligen Testaaufsichten. (Abb. 13-22) sind Darstellungen bei identischer Vergrößerung. Die Querschnitte (Abb. 23-61) sind, bis auf wenige Ausnahmen, im gleichen Maßstab ausgeführt; er ist den Abbildungen beigefügt. Die Außenseite der Frucht liegt, auch bei Detaildarstellungen, immer oben. Die Abkürzungen bezeichnen folgendes.

K = Karpell
TE = Testaepidermis
T = Testa mit Ausschluß ihrer Epidermis
E = Endosperm
Skl = Sklerenchymzone der Karpellwand
FL = Funicularleitbündel

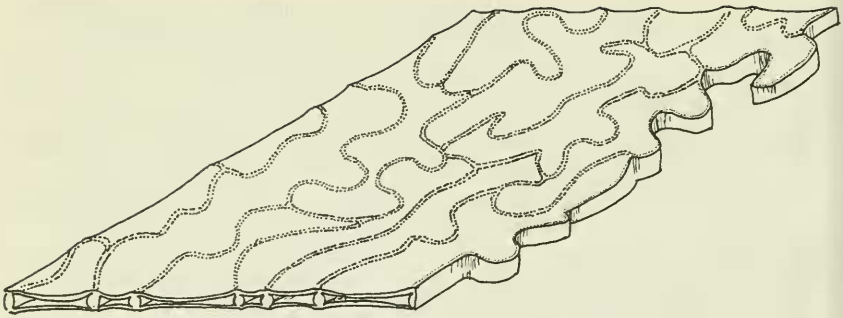


Abb. 5 *Barnadesia*

Halbschematische Darstellung der Testaepidermis
epidermaler Typ

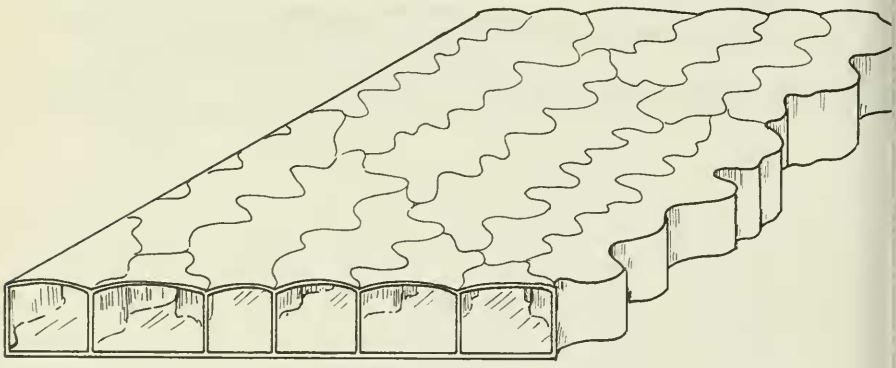


Abb. 6 *Leuceria*

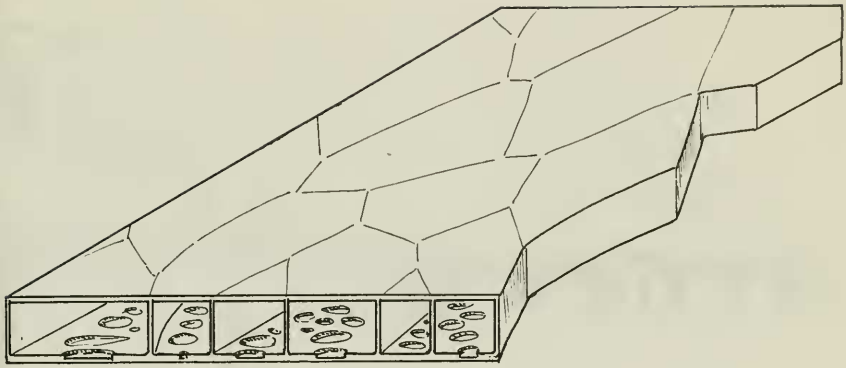


Abb. 7 *Achyrothalamus*

Halbschematische Darstellung der Testaepidermis
prosenchymatischer Typ

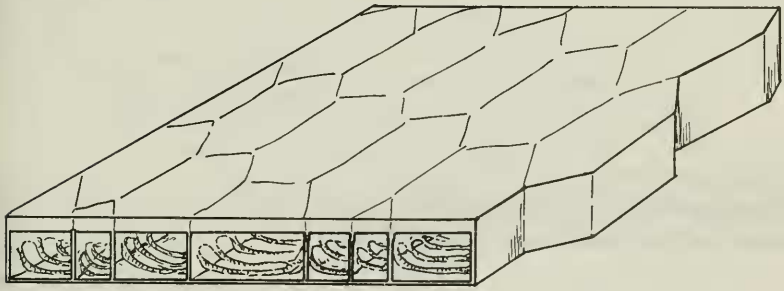


Abb. 8 *Dicoma*

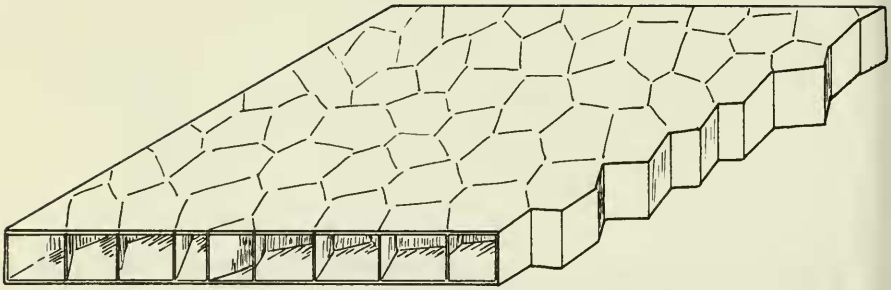


Abb. 9 *Perezia*

Halbschematische Darstellung der Testaepidermis
parenchymatischer + prosenchymatischer Typ

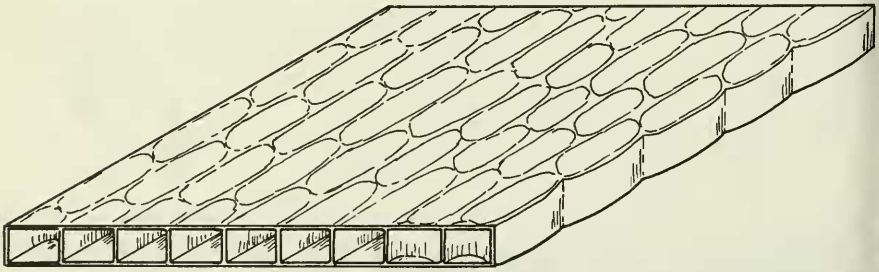


Abb. 10 *Acourtia*

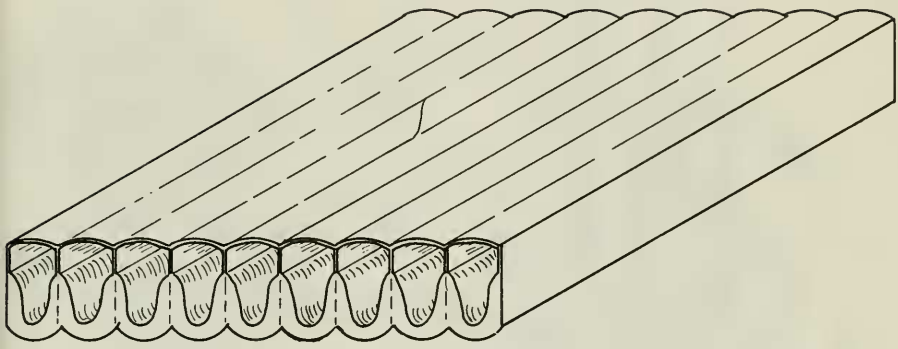


Abb. 11 *Gochnatia*

Halbschematische Darstellung der Testaepidermis
sklerenchymatischer Typ

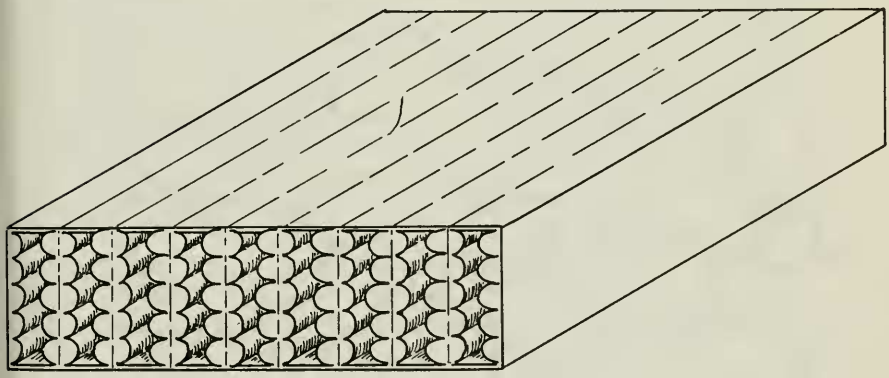


Abb. 12 *Jungia*

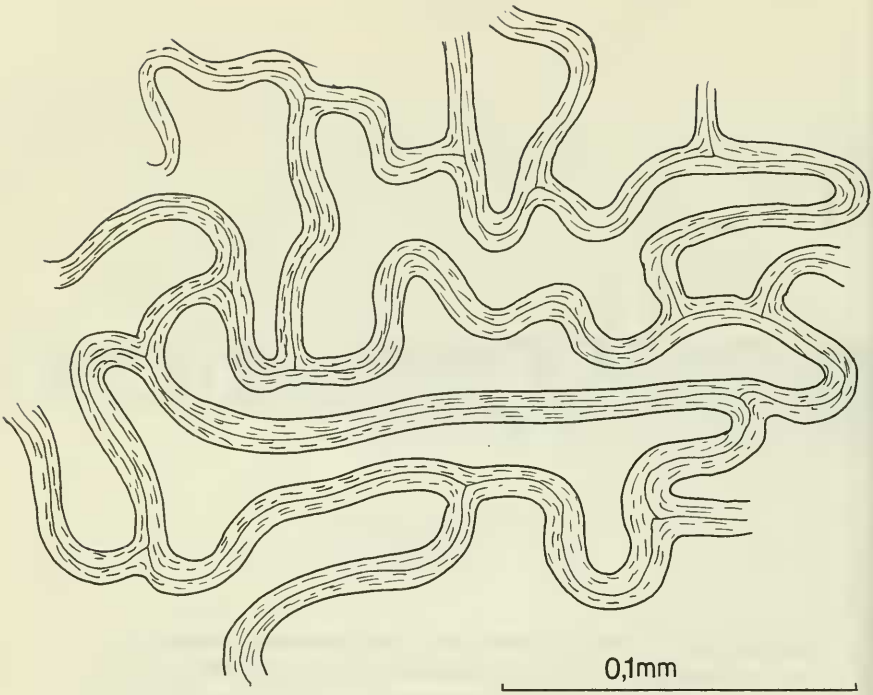


Abb. 13 *Barnadesia dombeyana*

Aufsicht auf die Testaepidermis

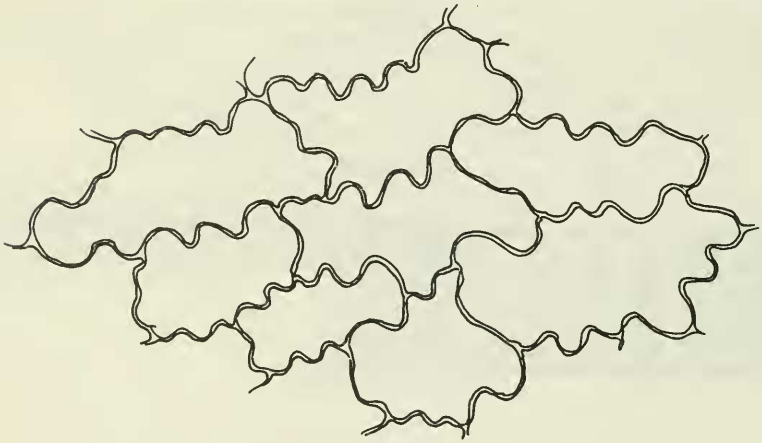
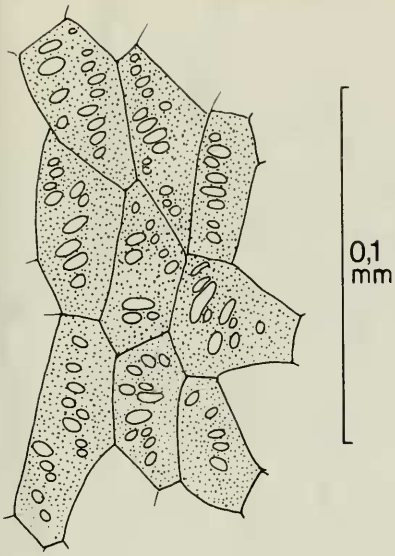


Abb. 14 *Leuceria achillaeifolia*



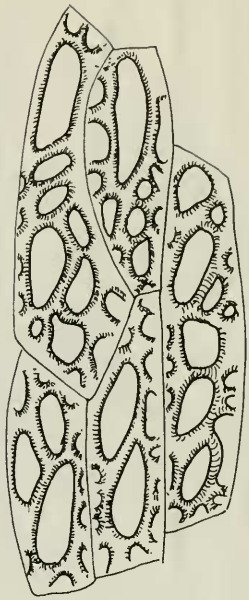
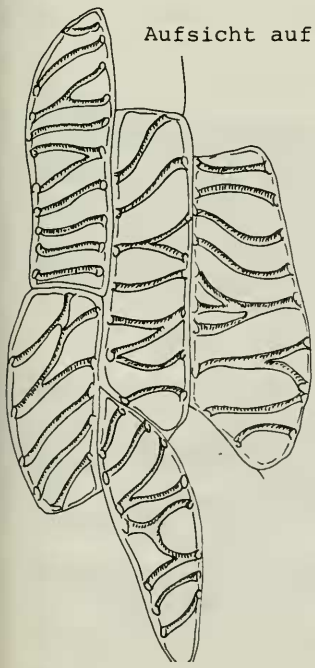


Abb. 15 *Achyrothalamus marginata* Abb. 16 *Pleiotaxis antunesii*

Aufsicht auf die Testaepidermis



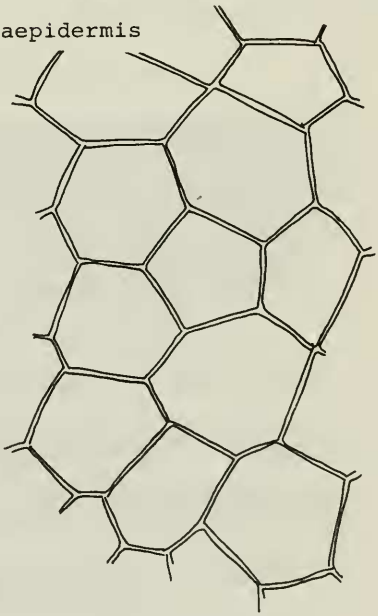


Abb. 17 *Dicoma capensis* Abb. 18 *Perezia nutans*

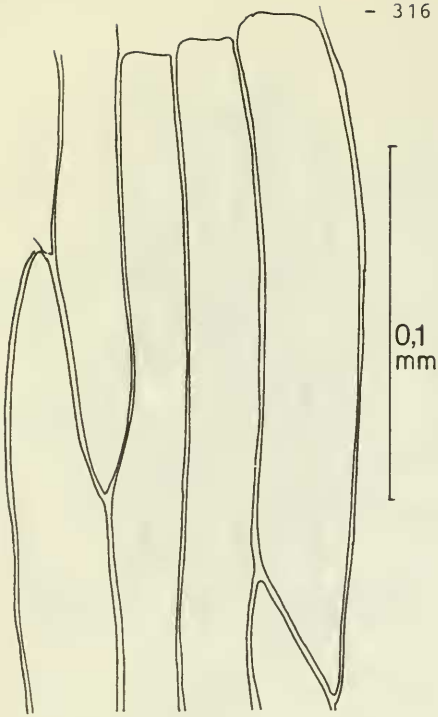


Abb. 19 *Acourtia rigida*

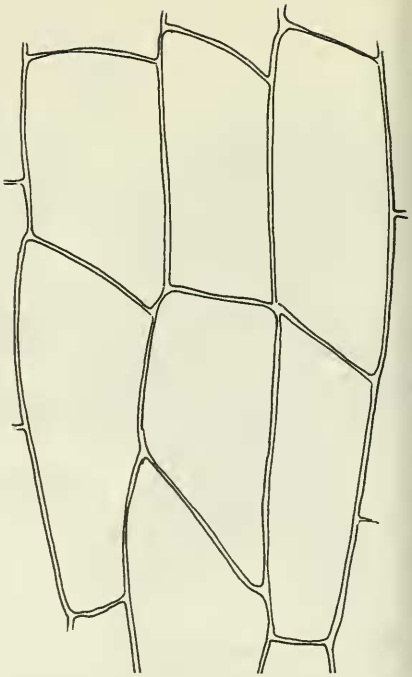


Abb. 20 *Proustia pungens*

Aufsicht auf die Testaepidermis

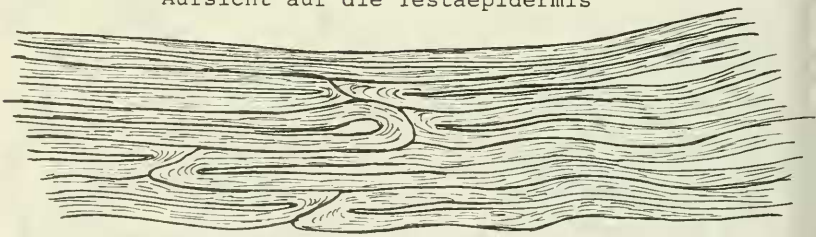


Abb. 21 *Gochnatia spectabilis*

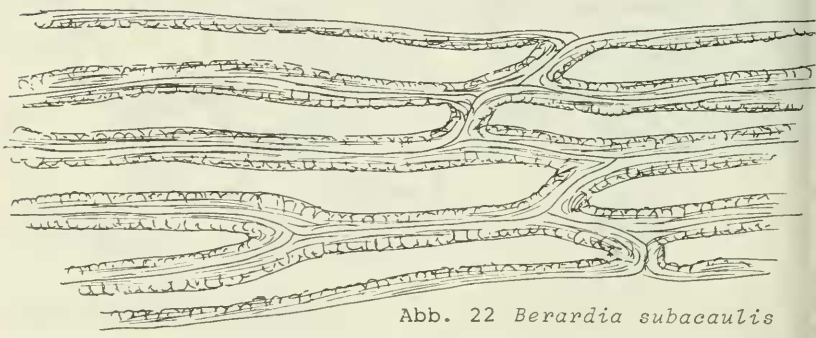


Abb. 22 *Berardia subacaulis*

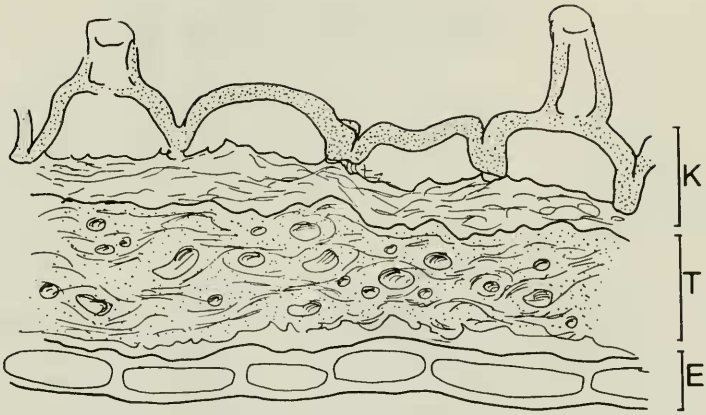


Abb. 23 *Doniophytum andicola*

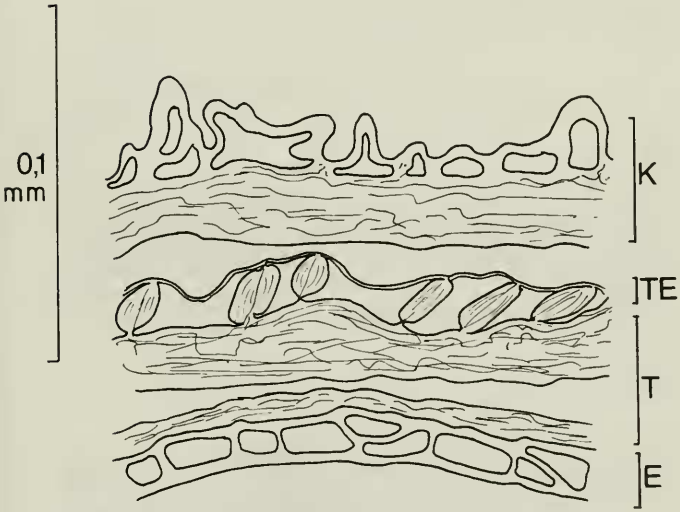


Abb. 24 *Barnadesia dombeyana*

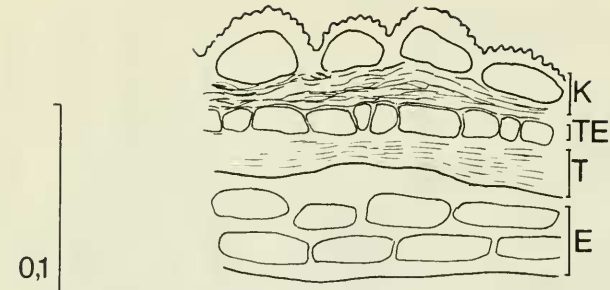


Abb. 25 *Leuceria achillaeifolia*

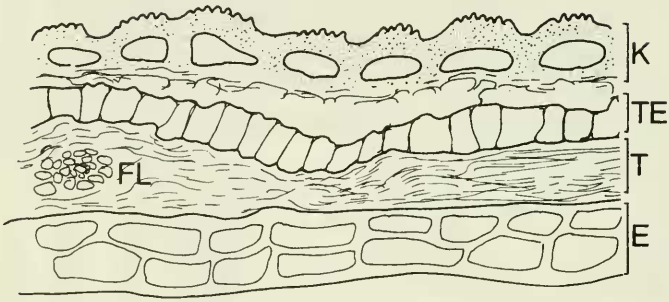


Abb. 26 *Perezia nutans*

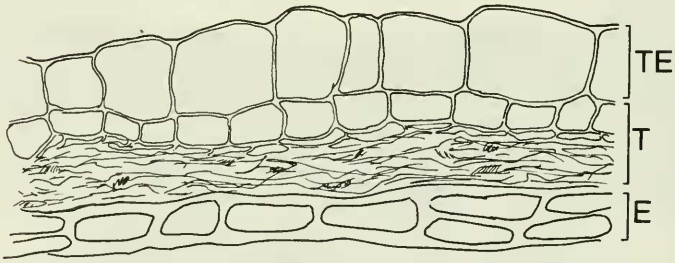


Abb. 27 *Pamphalea heterophylla*

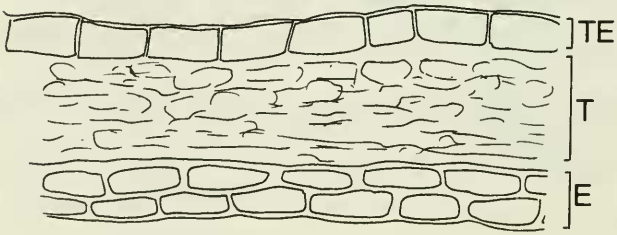


Abb. 28 *Acourtia platyphylla*

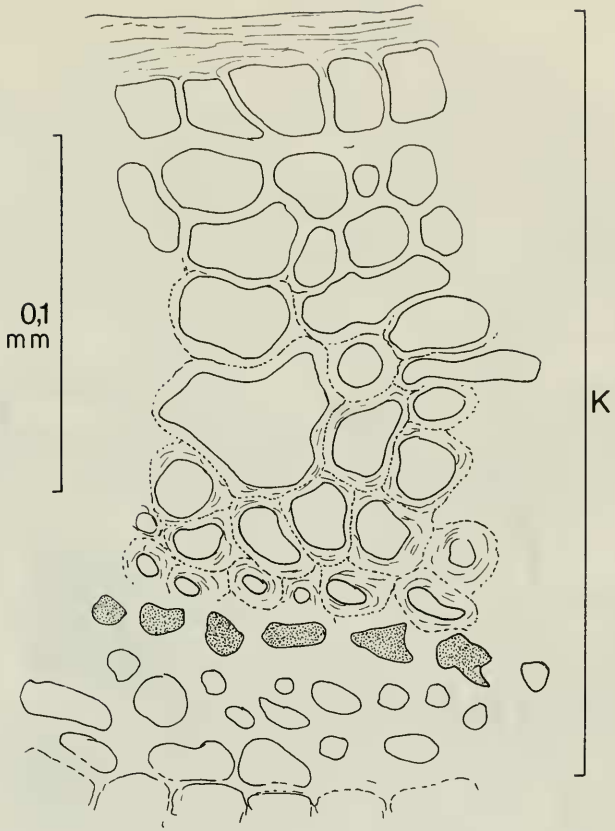
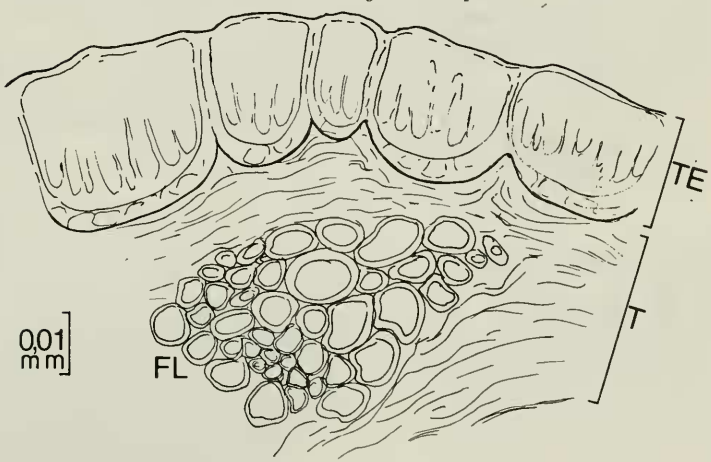


Abb. 29 *Erythrocephalum zambesianum*



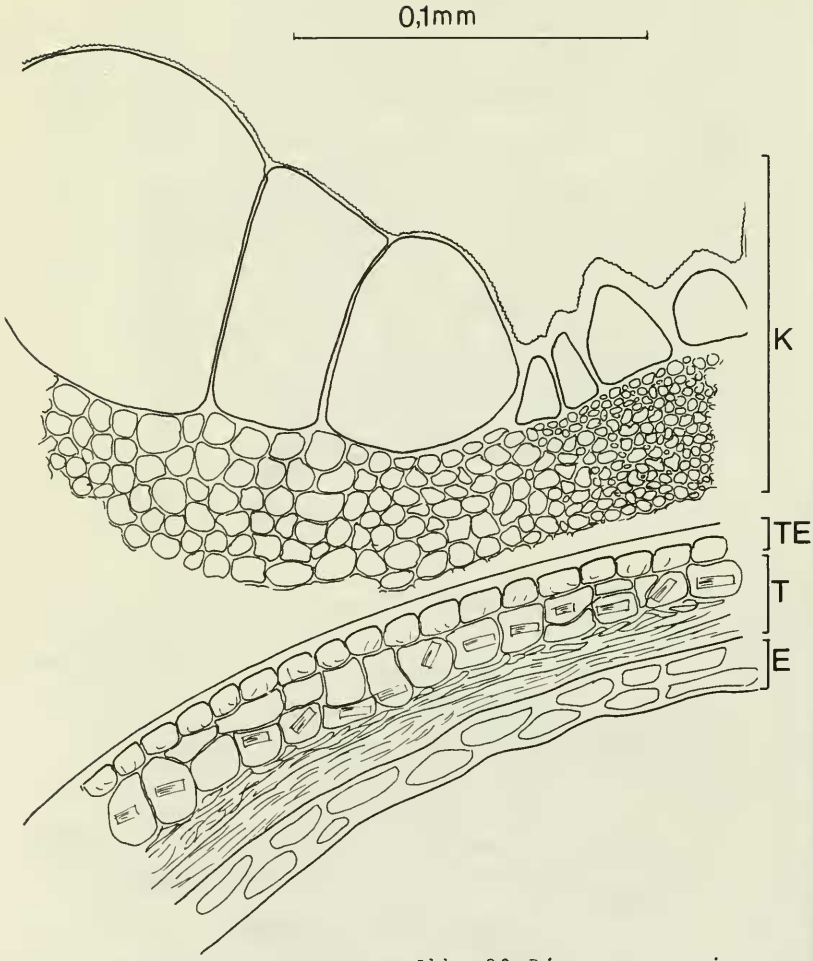


Abb. 30 *Dicoma capensis*

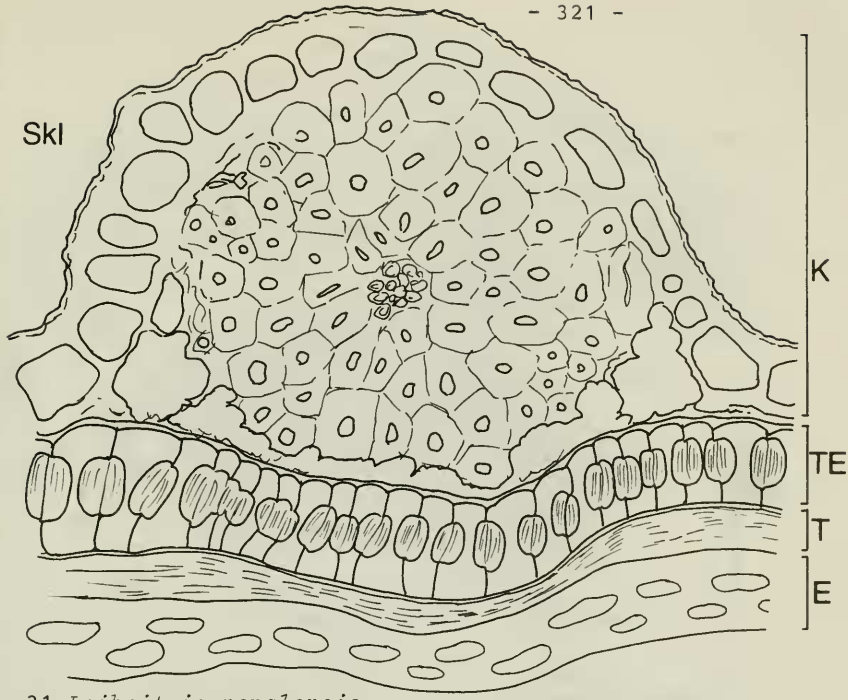


Abb. 31 *Leibnitzia nepalensis*

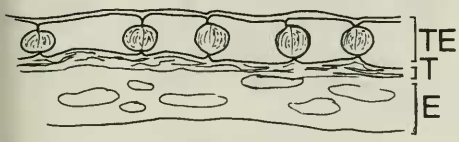


Abb. 32 *Chaptalia nutans*

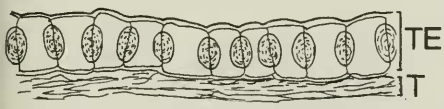


Abb. 33 *Piloselloides hirsuta*

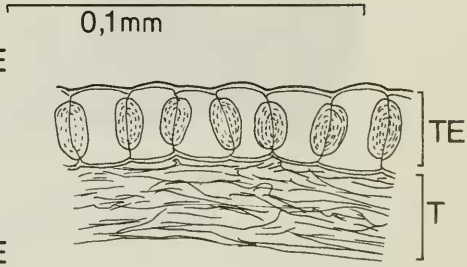
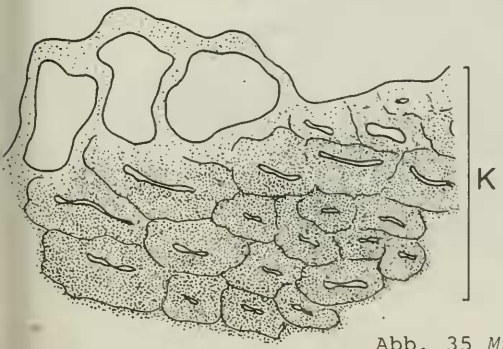


Abb. 34 *Gerbera ambigua*



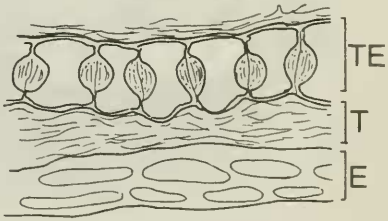


Abb. 35 *Mutisia latifolia*

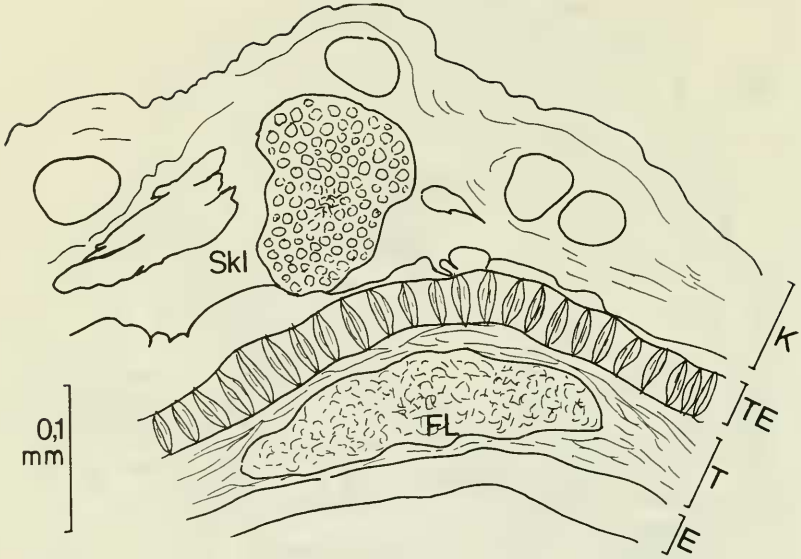


Abb. 36 *Gongylolepis huachamacari*

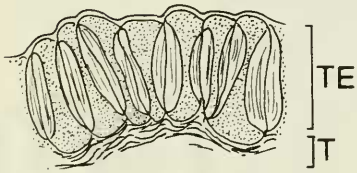


Abb. 37 *Gongylolepis huachamacari*

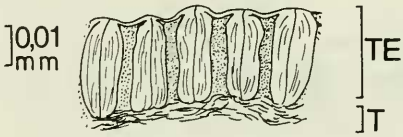


Abb. 38 *Glossarion rhodanthum*

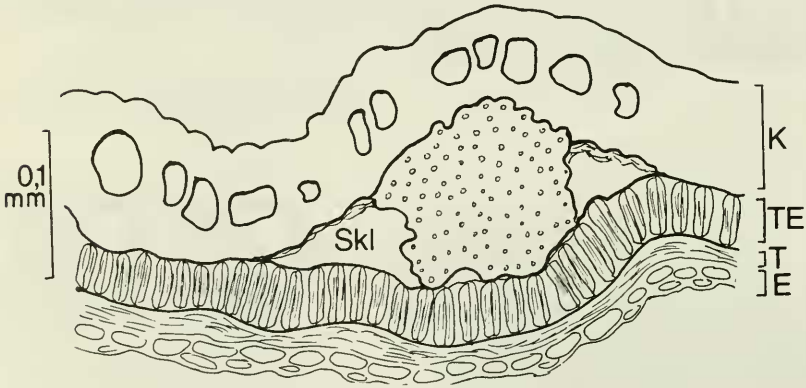


Abb. 39 *Glossarion rhodanthum*

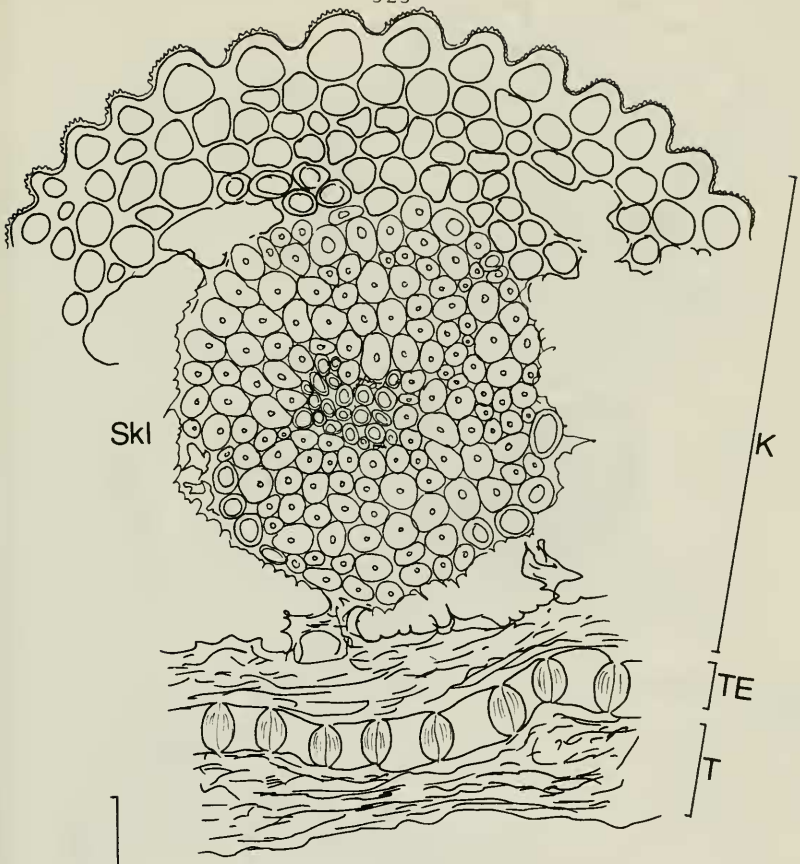


Abb. 40 *Acourtia wislizenii*

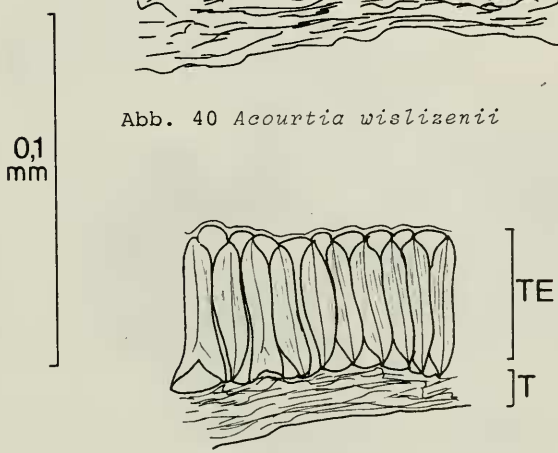
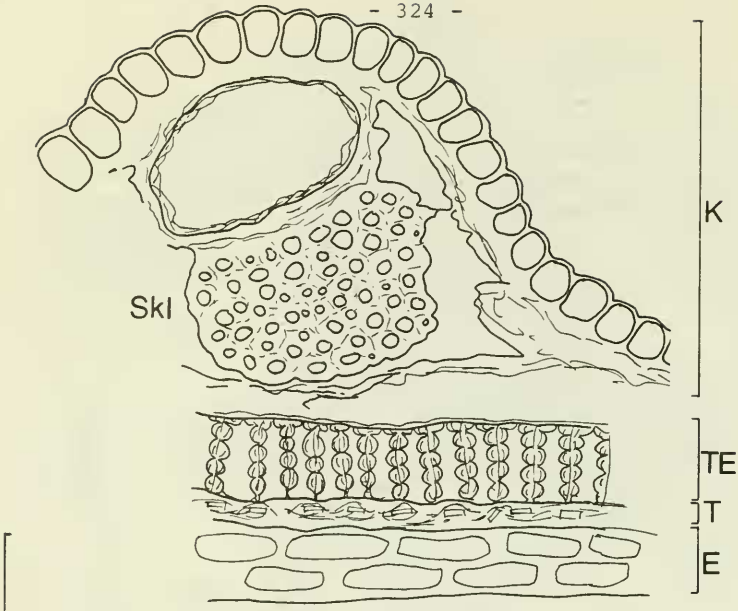
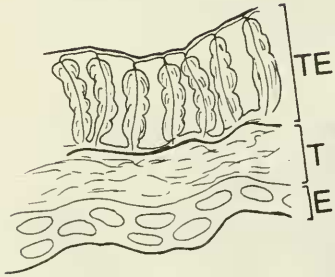


Abb. 41 *Perezia runcinata*



0,1 mm

Abb. 42 *Lycoseris bracteata*



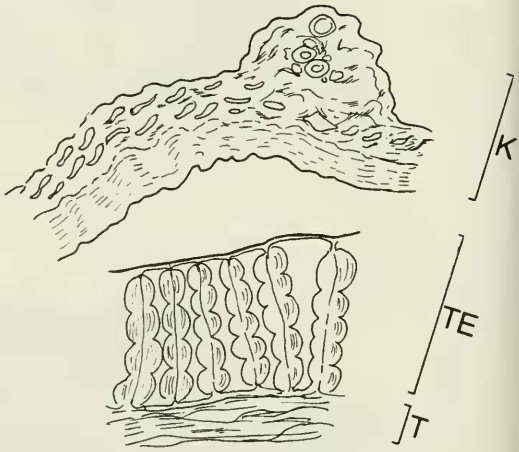


Abb. 43 *Jungia floribunda* Abb. 44 *Wunderlichia crulsiana*

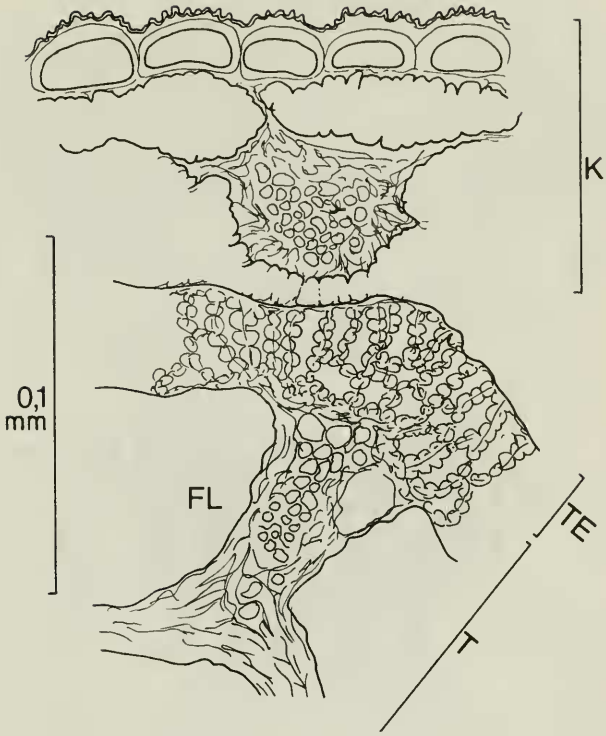
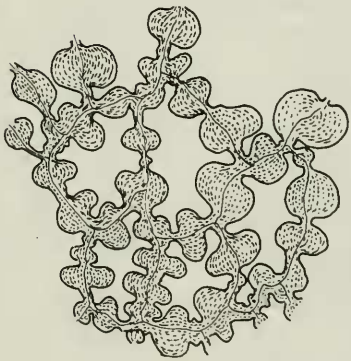


Abb. 45 *Trixis angustifolia*



Detail der Testa

0,01
mm

Abb. 46 *Onoseris gnaphalioides*

Detail der Testa

0,01 mm

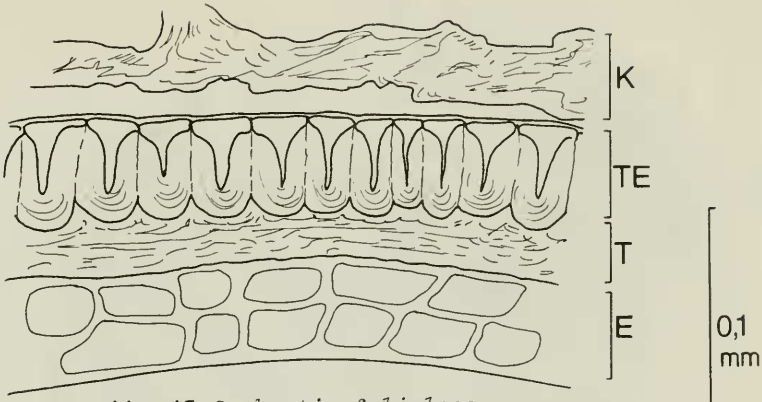


Abb. 47 *Gochnatia foliolosa*

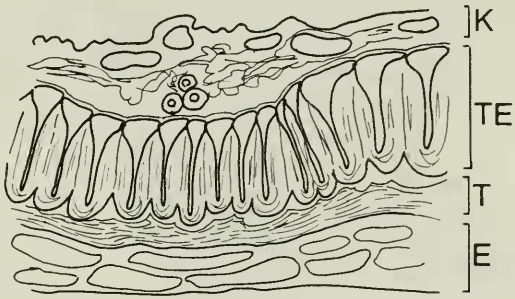


Abb. 48 *Gochnatia blanchetiana*

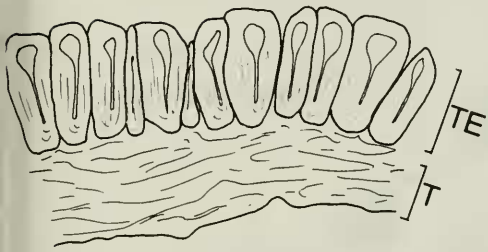


Abb. 49 *Gochnatia discoidea*

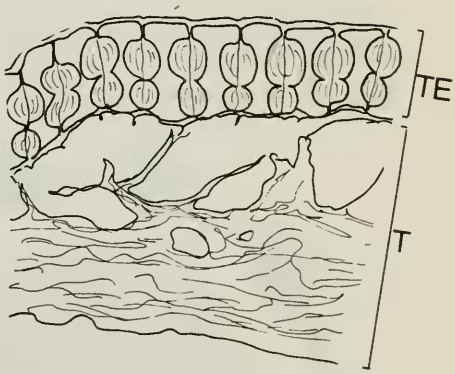


Abb. 50 *Gochnatia spectabilis*

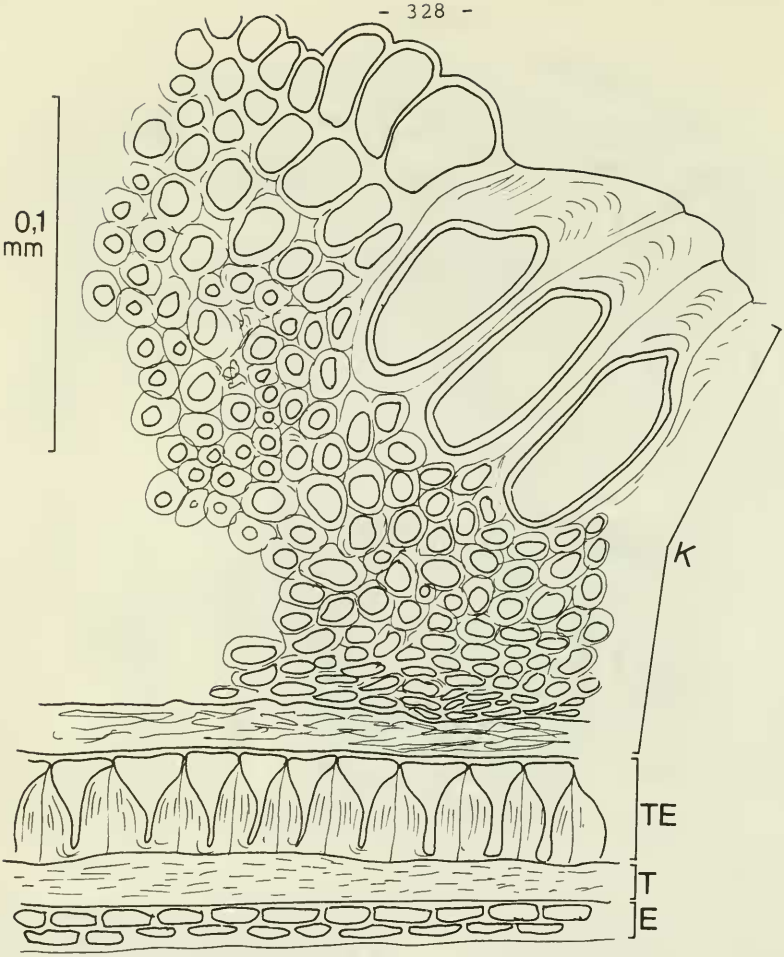
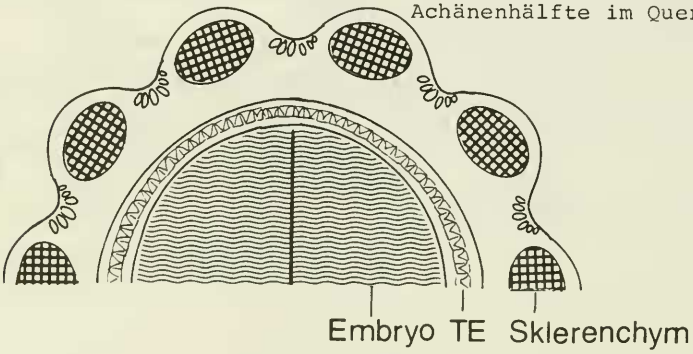


Abb. 51 *Pasaccardoa grantii* halbschematische Übersicht einer Achänenhälfte im Querschnitt



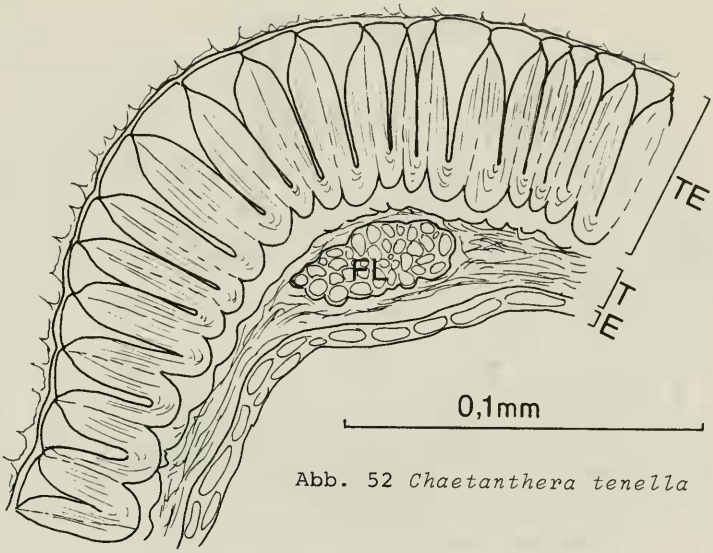


Abb. 52 *Chaetanthera tenella*

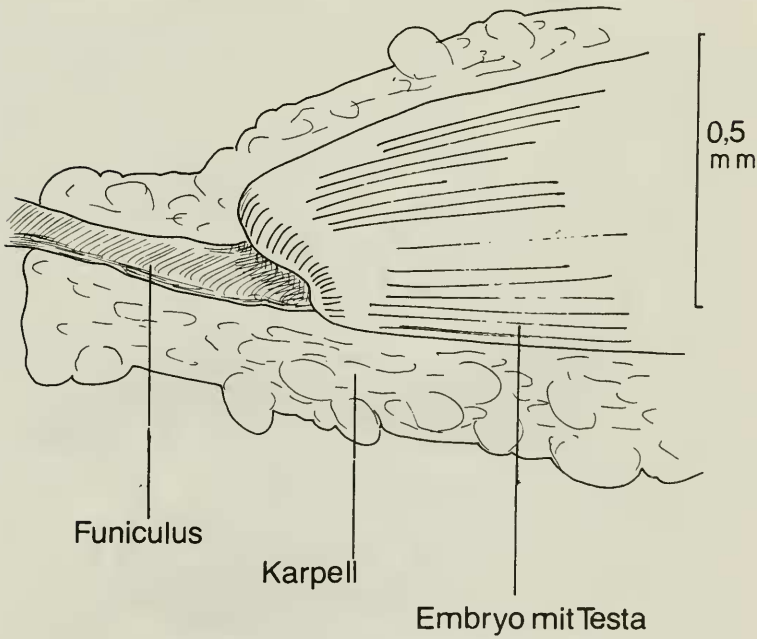


Abb. 53 *Chaetanthera microcephala*
Aufsicht auf den unteren Teil der Achäne

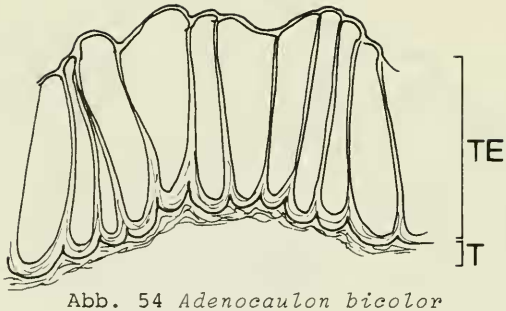


Abb. 54 *Adenocaulon bicolor*

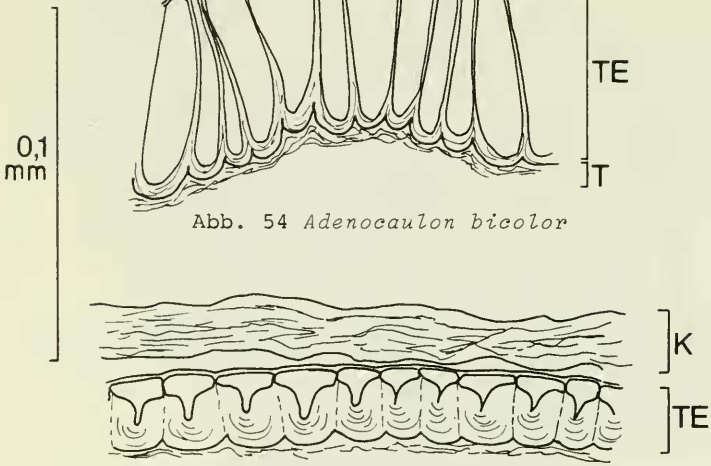


Abb. 55 *Triptilion spinosum*

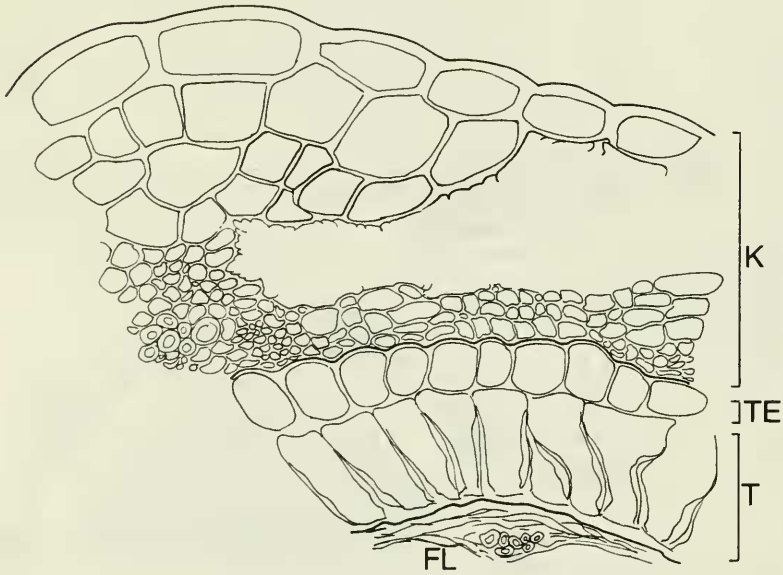


Abb. 56 *Gladiopappus vernonioides*

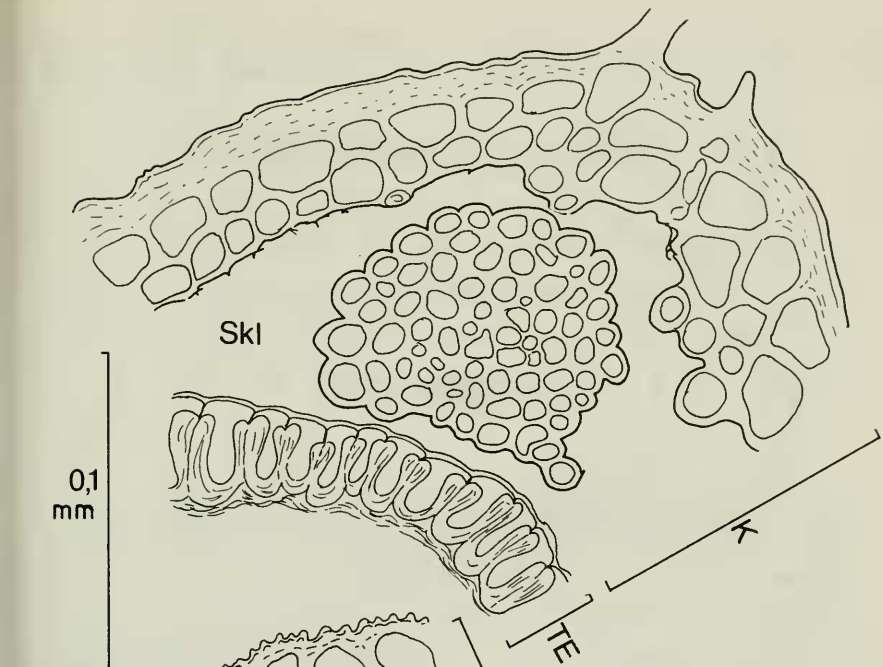


Abb. 57 *Brachylaena ilicifolia*

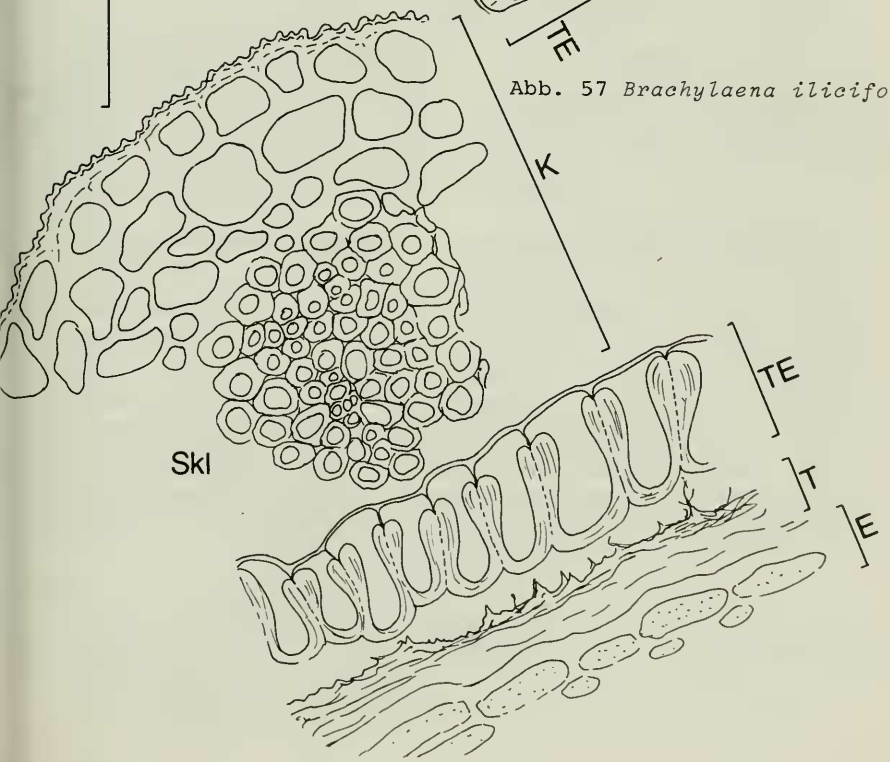


Abb. 58 *Pertya glabrescens*

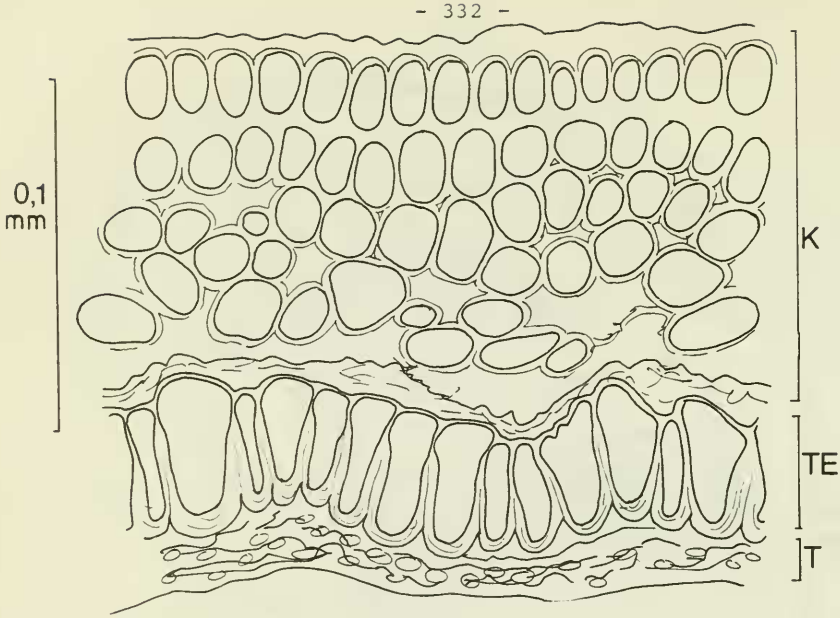


Abb. 59 *Berardia subacaulis*

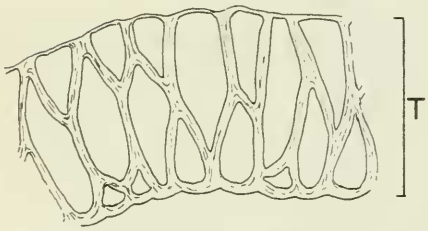


Abb. 60 *Cirsium argyracanthum*

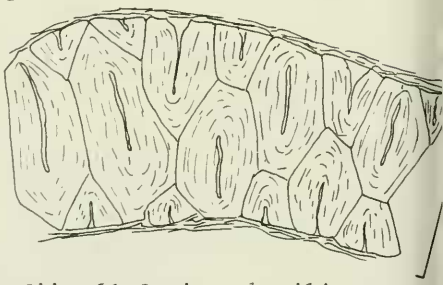


Abb. 61 *Jurinea humilis*

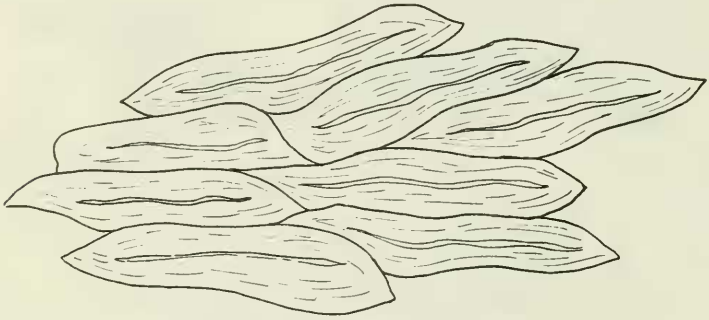


Abb. 62 *Jurinea humilis* Aufsicht auf die Testa